BIOLOGICAL SCIENCE 1 & 2

D. J. Taylor B. Sc., Ph. D., C. Biol., F. I. Biol.
Director of Continuing Education
Strode's Sixth Form College, Egham

N. P. O. Green B. Sc., C. Biol., M. I. Biol.
Headmaster
St George's College, Buenos Aires, Argentina

G. W. Stout B. Sc., M. A., M. Ed., C. Biol., F. I. Biol.
Headmaster
International School of South Africa,
Mafikeng, South Africa

Editor
R. Soper B. Sc., C. Biol., F. I. Biol.
Formerly Vice-Principal and Head of Science
Collyers Sixth Form College, Horsham



CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS

Д. Тейлор, Н. Грин, У. Стаут

БИОЛОГИЯ

В трех томах

Под редакцией Р. СОПЕРА

Том 1

Перевод с английского
Ю. Л. АМЧЕНКОВА
М. Г. ДУНИНОЙ
Н. Ю. ЗАМАЕВОЙ
Л. Г. ТЕР-САРКИСЯН
Н. О. ФОМИНОЙ



Москва «МИР» 2004

УДК 28.3
ББК 28.0
Т30

Тейлор Д., Грин Н., Стаут У.

Т30 Биология: В 3-х т. Т. 1: Пер. с англ./Под ред. Р. Сопера — 3-е изд., — М.: Мир, 2004. — 454 с., ил.

ISBN 5-03-003685-7

Современное руководство по общей биологии, написанное коллективом ученых из разных стран. По каждой из тем в книге представлены самые последние данные, но простота изложения и удачное расположение материала делают его доступным для неподготовленного читателя.

В т. 1 рассматриваются следующие темы: разнообразие жизни на Земле (вирусы, бактерии, растения и животные), а также основы биохимии, гистологии и экологии.

Для студентов-биологов, преподавателей биологии в школе, биологов всех специальностей, учащихся старших классов.

ББК 28.0

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-003685-7 (рус.)
ISBN 5-03-003684-9 (рус.)
ISBN 0521-56178-7 (англ.)

ПРЕДИСЛОВИЕ К ТРЕТЬЕМУ ИЗДАНИЮ

Со времени своего первого издания в Великобритании (1984 г.) книга Biological Science (в русском переводе «Биология») остается одним из самых полных и авторитетных учебных пособий для старшеклассников, абитуриентов и студентов. Основная цель подготовки ее третьего пересмотренного издания — дополнение текста новыми данными в рамках современных школьных программ.

В последние годы содержание и объем этих программ заметно изменились. Кроме «линейных» курсов, излагающих материал последовательно по мере его усложнения, широко распространились «модульные» схемы преподавания, делающие упор на отдельные темы; кроме того, в 1993 г. в Великобритании были введены новые, а в 1997 г. уточненные экзаменационные требования по биологии. Типичная современная программа включает определенный объем фундаментальных знаний и факультативную информацию по более специальным областям. Как правило, в последнем случае речь идет о социальных, этических и прикладных аспектах биологии, подчеркивающих ее возрастающую роль в современном мире.

Пересмотр материала при подготовке третьего издания книги был проведен на гораздо более глубоком уровне, чем перед выходом ее второй версии. В текст, схемы, фотографии и таблицы внесены многие как существенные, так и более тонкие изменения. Добавлен значительный объем новой информации и убраны сведения, уже не считающиеся актуальными. Кроме того, некоторый материал из приложений перенесен в соответствующие главы.

С учетом важности и популярности некоторых тем, особенно из числа факультативных, в книгу включены три совершенно новые главы. Они содержат подробные сведения по микробиологии и биотехнологии (гл. 12), сведения, касающиеся здоровья и болезней человека (гл. 15), а также сведения по прикладной генетике (гл. 25). Кроме того, гораздо полнее изложены вопросы, касающиеся питания (гл. 8) и репродукции (гл. 21) человека. Обсуждаются, в частности, этические и социальные аспекты этих проблем. Расширена и экологическая тематика (гл. 10).

С учетом изменения учебных программ разнообразию форм живого посвящена только одна глава (гл. 2) вместо трех, причем подобраны более актуальные примеры. В нее включено новое вводное обсуждение вопросов систематики организмов и применения определительных таблиц. Другие главы по мере возможности приведены в соответствие с последними данными науки. В частности, физиологические темы по всей книге пересмотрены в свете как современных знаний, так и изменившихся учебных программ. Большее внимание уделено рассмотрению высших растений и человека, что отражает общие тенденции, наметившиеся в биологии.

Мы не только внесли в книгу перечисленные изменения, но и постарались сделать ее материал доступным для более широкого круга читателей. По мере возможности упрощено изложение, главным образом в плане терминологии. Особое внимание уделено вводной части каждой крупной темы. Некоторые разделы перепланированы и разбиты на подразделы; внутри текста тем или иным способом выделяются основные положения, важные для усвоения данного материала. Мы надеемся, что все это облегчит ее восприятие читателями.

Пересмотр материала при подготовке настоящего издания выполнен в основном Деннисом Тейлором в свободное от преподавания в колледже время. Как и во 2-м издании, главы по экологии (гл. 10 и 11) переработаны Розалиндой Тейлор из Кингстонского университета. Новую главу о здоровье и болезнях (гл. 15) написал в основном Роланд Сопер. Точность приводимых в тексте фактических данных проверена ведущими учеными. Тем не менее, излагая такой большой по объему и такой разнообразный материал, трудно избежать ошибок и погрешностей, поэтому авторы заранее благодарны за все присланные им конкретные замечания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы и издатели выражают свою признательность всем своим друзьям, коллегам, ученикам и консультантам, участвовавшим в выпуске этой книги.

Особой благодарности, по нашему мнению, заслуживают: д-р R. Batt, д-р I. Benton, д-р Claudia Berek, проф. R. J. Berry, д-р A. C. Blake, д-р John C. Bowman, д-р John Brookfield, г-н R. Brown, д-р Stuart Brown, д-р Fred Burke, г-н Richard Carter, д-р Norman R. Cohen, д-р Côte, д-р K. J. R. Edwards, г-н Malcolm Emery, г-н Nick Fagents, д-р Jams T. Fitzsimons, д-р John Gay, д-р Brij L. Gupta, Vivienne Hambleton, д-р David E. Hanke, д-р R. N. Hardy, преподобный J. R. Hargreaves, д-р S. A. Henderson, г-н Miclael J. Hook, г-н Colin S. Hutchinson, фирма Illustra Design Ltd, д-р Alick Johns, г-жа Sue Kearsey, д-р Simon P. Maddrell FRS, проф. Aubrey Manning, д-р Chris L. Mason, г-жа Ruth Miller, д-р David C. Moore, A. G. Morgan, д-р Rodney Mulvey, д-р David Secher, д-р John M. Squire, проф. James F. Sutcliffe, Stephen Tomkins, д-р Eric R. Turner, д-р Paul Wheater, д-р Brian E. J. Wheeler, д-р Michael Wheeler.

Авторы хотели бы также подчеркнуть заслугу г-жи Adrienne Oxley, терпеливо и умело организовавшей проверку всех приведенных в книге практических упражнений. Благодаря ее стараниям преподаватели, учащиеся и лаборанты получили надежные и эффективные методики опытов, которые легко выполнимы в обычных школьных условиях.

В то же время любые недостатки содержания этой книги целиком и полностью остаются на совести авторов.

Наконец, авторы выражают благодарность своим близким за их постоянную поддержку и посильную помощь в процессе подготовки и публикации настоящего издания.

Мы также весьма признательны всем тем, кто разрешил использовать в нашей книге приведенные в их работах иллюстрации, таблицы и проверочные вопросы.

Рисунки: 2.2, *А*, 2.37, *В*, 2.38, *Б*, 2.40, *А*, 2.40, *Б*, 2.46, 2.66, *Б*, 2.66, *Д*, 8.3 Heather Angel/Biofotos; 2.2, *Б* Stephen Krasemann/NHPA; 2.2, *В* Gerard Lacz/NHPA; 2.6, *Б*, 5.3, 5.8 Andrew Syred 1995/Microscopix; 2.6,*В* 2.6, *Г*, 2.7, 2.17, *Б*, 2.18, *Б*, 2.25, *А*, 2.25, *В*, 2.26, *А*, 2.27, *Б*, 2.32, *Б*, 2.37, *Г*, 2.48, *Д*, 2.48, *Е*, 2.48, *Ж*, 2.66, *В*, 2.66, *Г*, 5.1, *Б*, 5.13, 5.25, 5.28, 5.30, 5.31, 5.35, 6.3, *Д*, 6.3, *Е*, 6.4, *А*, 6.4, *Б*, 6.5, *Г*, 6.6, *Д*, 6.7,*Б*, 6.9, *В*, 6.9 *Г*, 6.10, *Б*, 6.12, *Б*, 6.12, *В*, 6.12, *Д*, 6.13, *Б*, 6.13, *Г*, 6.15, *Б*, 6.16 *В*, 6.16, *Г*, 6.22, 6.25, 6.29, 7.3, 7.4, *А*, 7.4, *Б*, 7.6, 8.10, *Б*, 8.17, 8.19, 8.21, *Б*, 8.21, *Д*, 8.21, 8.21, *Е*, 9.11, *А*, 9.20, *А*, 9.20, *Б*, 9.22, *А*, 9.23, 9.33, *А*, 9.33, *Б*, Biophoto Associates; 2.9 проф. Stanley Cohen/Science Photo Library (SPL); 2.12 д-р L. Caro/SPL; 2.18,*В* Jurgen Dielenscheider/Holt Sudios International; 2.19, *Б* B. Heggeler/Biozentrum, University of Basel/SPL; 2.24 NIBSC/SPL; 2.27, *А* Andrew Syred 1993/ Microscopix; 2.37, *Б* Roy Edwards; 2.53 R. Umesh Chandron, TDR, WHO/SPL; 2.62, *Б*, 2.62, *В* Shell International Petroleum Co.; 2.62,*Г*, Stephen Dalton/NHPA; 3.1,*Б*, 3.1,*В*, 3.11, 3.17, *Б* Andrew Lambert; 3.34,*Б*, 3.34, *Д* Sir John Kendrew; 3.34, *Г* Arthur Lesk/SPL; 3.41 д-р J.M. Squire; 3.45 проф. M. H. F. Wilkins, Biophysics Department, King's College, London; 4.4, *Г* Clive Freeman, The Royal Institution/SPL; 5.5, *А*, 5.5,*Б* A. M. Page, Royal Holloway College, London; 5.6 R. Maisonneuve, Publiphoto Diffusion/SPL; 5.12 д-р Glenn Decker, School of Medicine, John Hopkins University; 5.24 Don Fawcett/SPL; 5.29, 6.14, *Б*, 6.17, *В*, 6.18,*В*, 6.19, Б, 6.20, 6.21, 6.23, 6.24, 6.26, *А*, 6.31, *А*, 8.16, *Б*, 8.21, *А*, 9.12, *Д* д-р Paul Wheater; 5.33 Klaus Weber; 6.3, *Г* Rothamsted Experimental Station; 6.5. *В*, 6.6 *Г*, 6.12 *Г*, 7.12, 11.2, 11.10 Centre for Cell and Tissue Research, York; 6.14, *В*, 6.15, *В* Life Science Images; 6.18, *Г* Mr. P. Crosby, Department of

Biology, University of York; 7.21, *А* C. C. Black (1971) *Plant Physiology*, **47**, 15—23, с разрешения издателя; 8.1; *А* R.L. Mathews/Planet Earth Pictures; 8.1, *Б* Nick Greaves/Planet Earth Pictures; 8.6, *А* Kim Taylor/Bruce Coleman Ltd; 8.6, *В*, 8.6, *Г* д-р Brad Amos/SPL; 8.7, *Б* Claude Nuridsany & Marie Perennou/SPL; 8.8 Alan Weaving/Ardea; 8.13, *А* Charles Day; 8.13, *Б* King's College School of Medicine and Dentistry, London; 8.15, *А*, 8.15, *Б* 8.15, *В*, 8.15, *Г* д-р C. A. Saxton, Unilever Research; 8.16, *А* д-р L. M. Beidler/SPL; 8.18, *Б* Mehav Kulyk/SPL; 8.28, 9.35 National Medical Slide Bank; 8.30, *А*, 8.30, *Б* Peter Menzel/SPL; 9.11, *Б*, 9.12, *Ж* д-р Brij L. Gupta, Department of Zoology, Cambridge; 9.12, *Е* Bill Longcore/SPL; 9.13 E.F. van Bruggen, State University of Groningen; 9.20, *В* проф. P. Motta, Department of Anatomy, University La Sapienza, Rome/SPL; 9.22, *Б* B. Seigwart, P. Gehr, J. Gil & E. R. Wiebel (1971) *Respir. Physiol.*, **13**, 141—59; 9.25 G.M. Hughes (1973) *The Vertebrate Lung*, Oxford Biology Readers, no. 59; 9.35 National Medical Slide Bank; 10.16 д-р Martyn Waller; 10.20 Mark Mattock/Planet Earth Puctures; 10.27 Herbert Giradet/Panos Pictures; 10.30 Nick Garbutt/Planet Earth Pictures; 10.37 W. J. Allen/Chilworth Media Associates; 11.1, 11.13 Graham Page, Kingston University; 11.6 John Edward Leigh; 11.7 Nigel Luckhurst; 12.2 Simon Fraser/SPL; 12.4, 12.14, *Б* Hank Morgan/SPL; 12.5. National Dairy Council; 12.11, *А*, 12.27 Andrew Syred/SPL; 12.11, *Б* National Institute for Research in Dairying, Reading; 12.12 Robert Longuehaye, NIBSC/SPL; 12.14, *А*, 12.15 James Holmes/Celltech Ltd/SPL; 12.18 CEPHAS/Stuart Boreham; 12.19 Ricardo Arias, Latin Stock/SPL; 12.21 John Birdsall; 12.22 E. A. Rathbun & N. J. Brewin, John Innes Centre, Norwich 12.23 проф. David Hall/SPL; 12.24 David Hall/Panos Pictures; 12.25 Steve McCutcheon/FLPA; 12.26 Gist-Brocades; 12.31 Hattie Young/SPL.

Таблицы: 3.1 с разрешения Plenum Publishing Corporation, авторское право Plenum Publishing Corporation; 8.8, 8.9, 8.10 воспроизведено с разрешения Controller of Her Majesty's Stationery Office; 10.1 авторское право 1971 by W.B. Saunders Company, перепечатано с разрешения Holt, Rinehart & Winston, CBS Publishing; 11.5, 11.6 с разрешения Griffin & George.

Вопросы: 10.14, 10.16, Open University Foundation Corse (S100) Unit 20, авторское право 1971, Open University Press.

Рисунки: 13.11, 13,14, 13.16, *Б*, 13.16, *В*, 13,17, *Б*, 13.25, *А*, 13,25, *Б*, 14.3, *Б*, 14.6, 14,7, 14.11, 14,14, *А*, 14,16, 15.7, 17.14, *А*, 17.56, *А*, 17.56, *Б*, 18.16, *А*, 18.16, *Б*, 19.11, *А*, 19.20, 20.3, 20.15, *А*, 20.15, *Б*, 20.15, *В*, 20.24, *А*, 20.24, *Б*, 21.1, *В*, 21.23, *А*, 21.23, *Б*, 21.29, 21.42, 21.50, *А*, 21.50, *Б*, 21.50, *Е*, 22.25, *А*, 22.25, *Б*, 22.29, 23.1, 23.3, 23.7, *А—Е*, 23.12, *А—К*, 24.15, 25.27 Biophoto Associates; 13.12, *А* Claus Meyer/Science Photo Library (SPL); 13.12, *Б* John Lee/Planet Earth Pictures; 13.16, *Г*, 22.16 Centre for Cell and Tissue Research, York; 13.22 Anderson & Cronshaw (1970) *Planta* **91**, 173—180; 13.25, *В* д-р Martin Zimmermann, Harvard University; 13.27 B. E. S. Gunning (1977) *Science Progress* **64**, 539—568, Blackwell Scientific Publications Ltd; 14.1, *А*, 21.36 д-р Paul Wheater; 14.1, *Б* K. R. Porter/SPL; 14.3, A Life Science Images; 14.4, *Б* профессора P. M. Motta & G. Macchiarelli/SPL; 14.4, *В*, 14.4, *Г*, 15.19, *А*, 15.19, *Б* SPL; 14.35 CNRI/SPL; 14.38, *Б* Ken Eward/SPL; 14.40, *А*, 17.8 University of Zurich-Irchel/Nature & Science AG, FL-Vaduz; 14.40, *Б* BSIP PIR/SPL; 15.4 Unicef/Betty Press; 15.9 Andy Crump, TDR, WHO/SPL; 15.13 Vivien Fifield; 15.15, *В*, 21.41 Biophoto Associates/SPL; 15.16, 21.52, 25.21 National Medical Slide Bank; 15.17 D. Phillips/SPL; 15.20, *А* Philippe Plailly/SPL; 15.20, *Б* Scott Camazine/SPL; 15.23 National Institute of Health/SPL; 15.24 д-р Tony Brian/SPL; 15.25 Princess Margaret Rose Orthopaedic Hospital/SPL; 16.15 д-р B. E. Juniper; 16.17 T. Swarbrick, *Harnessing the hormone*, Grower Publications Ltd; 16.19 Long Ashton Research Station; 16.23 Centre Nationale de la Recherche Scientifique, *Regulateurs naturels de la croissance vegetale* (1964); 16.26 д-р Peter Evans, Southampton University; 16.32 проф. Anton Lang (1957) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **43**, 709—717; 17.10, 17.14, *Б* Don Fawcett/SPL; 17.22, 17.33, *Б*, 20.17 Manfred Kage/SPL; 17.25, 21.50, *Г* Garry Watson/SPL; 17.27, *А*, 17.27, *Б* Natural History Museum, Лондон; 17.43 профессора P. M. Motta & Caggiati/SPL; 17.56, Г д-р L. Orci, University of Geneva/SPL; 17.58 Daniel Heuchlin/NHPA; 17.61 Niall Rankin/FLPA; 17.68 Caroline E. G. Tutin; 18.18 P. G. Munro, Biopolymer Group, Imperial College; 18.19 A. Freundlich, Biopolymer Group, Imperial College; 18.24 д-р J. Squire, Biopolymer Group, Imperial College; 19.7 д-р R. Clark & M. Goff/SPL; 19.9, 19.10 Michael & Patricia Fogden; 19.17, *А* W. Higgs/GSF Picture Library; 19.17, *Б* William S. Paton/Planet Earth Pictures; 19.17, *В* Pete Oxford/Planet Earth Pictures; 20.2, *А* E. H. Mercer (1959) *Proc. Roy, Soc. Lond. B* **150** 216—236; 20.31, 21.11, *А—Е* GSF Picture Library; 21.10 д-р J. Gurdon (1977) *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **198** 211—247; 21.13 Sinclair Stammers/SPL; 21.14 Horticultural Research Institute; 21.26 Hermann Eisenbeiss; 21.28 Howard Johns; 21.46, *А* David Scharf/SPL; 21.46, *Б* д-р Everett Anderson/SPL; 21.50, *В*, 21.50, *Ж*, 21.50, *З* Petit Format/Nestle/SPL; 21.50, *Д* Keith/Custom Medical Stock Photo/SPL; 22.29 Bettina Cirone/SPL; 23.8 M. Hirons/GSF Picture Library; 23.9, 24.26 ARC Poultry Research Centre; 23.13, 23.14 д-р S. A. Henderson, Department of Genetics, University of Cambridge; 23.28, *А* O. L. Miller Jr & B. A. Hamkalo, Visualization of bacterial genes in action, *Science* **169** 392—395, 24 July 1970, авторское право: 1970 — the American

Association for the Advancement of Science; 24.30 John Birdsall Photography; 25.4 J. C. Revy/SPL; 25.10 British Diabetic Association; 25.12 John Frost Historical Newspaper Service; 25.13, *А*, 25.14, 25.15, 26.9,*Б* Nigel Cattlin/Holt Studios International; 25.16 M. Baret, RAPHO/SPL; 25.17 Philippe Plailly/Eurelios/SPL; 25.18 PPL Pharmaceuticals; 25.20 British Union for the Abolition of Vivisection; 25.25 Cystic Fibrosis Trust; 25.28 Hattie Young/SPL; 25.32 Saturn Stills/SPL; 25.34 Klaus Gulbrandsen/SPL; 25.35 David Parker/SPL; 25.37 Cellmark Diagnostics; 26.3 D. R. B. Booth/GSF Picture Library; 26.7 Charles & Sandra Hood/Bruce Coleman Ltd; 26.8, *Б* Heather Angel; 26.9, *А* Werner Layer/Bruce Coleman Ltd; 26.17 M. P. L. Fogden/Bruce Coleman Ltd; 27.5, *А*, 27.5, *Б* AGPM; 27.6 Semences Nickerson, Франция; 27.7 D. F. Jones, Connecticut Agricultural Experiment Station; 27.9, 27.13 John Haywood; 27.10, *А* S. E. Davis; 27.10, *Б* Kim Taylor/Bruce Coleman LTD; 27.12 M. A. Tribe, I. Tallan & M. R. Erant (1978) *Case Studies in Genetics*, CUP.

1

ВВЕДЕНИЕ В БИОЛОГИЮ

Биология (от греч. bios — жизнь и logos — познание, учение) — это наука, изучающая живые организмы. Развитие этой науки, как и любой другой, шло по пути последовательного разложения сложного предмета исследования на составляющие его части. Так возникли многочисленные ветви биологии, часть которых приведена на рис. 1.1. Такой путь познания часто называют «редукционистским». Редукционизм, доведенный до своего логического завершения, концентрирует внимание на изучении элементарных форм материи в живых и неживых системах. При таком подходе законы природы пытаются познать, изучая не единое целое, а отдельные его части. Противоположный подход основан на «виталистических» принципах. В этом случае жизнь рассматривают как совершенно особенное и

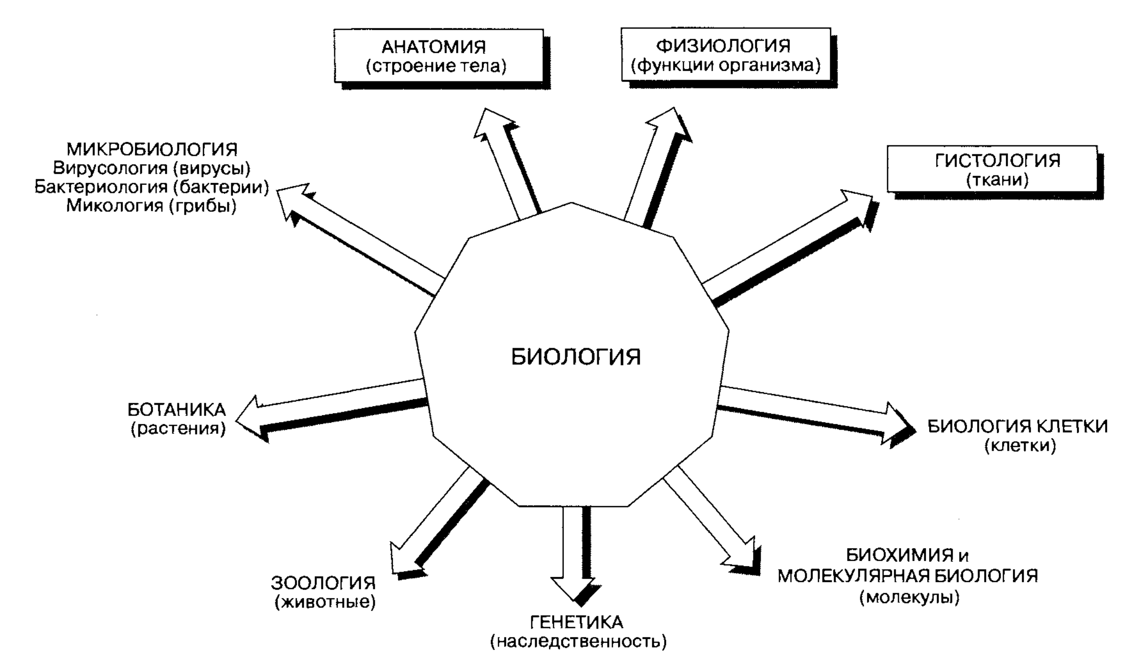


Рис. 1.1.

уникальное явление, которое нельзя объяснить на основе одних только законов химии и физики, поскольку многие проявления жизни присущи лишь системе как целому. Основная задача биологии как науки в конечном счете состоит в том, чтобы истолковывать все явления живой природы, исходя из научных законов, учитывая при этом, что целому организму присущи свойства, в корне отличающиеся от свойств частей, его составляющих. Нейрофизиолог может описать работу отдельного нейрона на уровне физико-химических процессов, но сам феномен сознания так описать нельзя. Вполне возможно, что сознание — это результат коллективной работы и одновременного изменения электрохимического состояния миллионов нейронов, однако мы до сих пор не имеем реального представления о том, как возникает мысль и какова ее физико-химическая природа. Не знаем мы также, как возникли и как эволюционировали живые существа. На этот вопрос пытались ответить многие. В третьем томе (гл. 23–27) мы попытаемся осветить различные точки зрения на проблему происхождения жизни, но основное внимание при этом уделим все же не богословским, а биологическим концепциям. Итак, мы вынуждены признать, что не можем дать точного определения, что же такое жизнь, и не можем сказать, как и когда она возникла. Все, что мы можем — это перечислить и описать те признаки живой материи, которые отличают ее от неживой.

Это прежде всего:

Питание

Пища нужна всем живым существам. Она служит им источником энергии и веществ, необходимых для роста и других процессов жизнедеятельности. Живые организмы используют только два вида энергии — это энергия солнечного света и энергия химических связей. Организмы, специализированные для использования световой энергии, осуществляют фотосинтез и содержат пигменты, в том числе хлорофилл, способные поглощать свет. К таким организмам относятся растения, водоросли и некоторые наиболее простые организмы, включая бактерии. Организмы, не способные к фотосинтезу, должны получать химическую энергию (т. е. энергию, запасенную в химических связях органических веществ) от других организмов. К таким организмам, называемым гетеротрофами, относятся животные и грибы. Различные способы питания обусловливают фундаментальные различия между разными организмами.

Дыхание

Все процессы жизнедеятельности происходят с потреблением энергии, источником которой служит основная масса поступающих с пищей органических веществ. При расщеплении определенных органических соединений в процессе клеточного дыхания происходит высвобождение энергии химических связей с одновременным ее запасанием в богатых энергией молекулах аденозинтрифосфата (АТФ). Это соединение, содержащееся во всех живых клетках, иногда называют «универсальным носителем энергии» или «универсальной энергетической валютой».

Раздражимость

Все живые существа способны реагировать на изменения внешней и внутренней среды, что резко повышает их способность к выживанию. Например, кровеносные сосуды кожи млекопитающих при повышении температуры тела расширяются, рассеивая избыточное тепло и тем самым восстанавливая оптимальную температуру тела. А зеленое растение, которое стоит на подоконнике и на которое свет падает только с одной стороны, тянется к свету, поскольку фотосинтез может происходить лишь при достаточно хорошей освещенности.

Подвижность

Некоторые живые организмы, такие как животные и бактерии, способны перемещаться из одного места в другое, иными словами, они подвижны. Им необходимо это, чтобы добывать пищу в отличие от других организмов, например растений, которые сами способны создавать себе необходимую пищу из «сырья», получаемого в одном и том же месте. Тем не менее и у растений можно наблюдать движения некоторых их частей. Так например, листья тянутся к свету, а у некоторых растений цветки закрываются на ночь.

Выделение

Выделение, или экскреция, — это выведение из организма «шлаков» — ненужных продуктов обмена веществ. К шлакам, например, относится диоксид углерода (углекислый газ), который должен обязательно выводиться, поскольку, накапливаясь в избытке, он оказывает вредное действие. Животные получают с пищей много белков; эти вещества в организме не запасаются, поэтому они должны расщепляться и выводиться из организма. Таким образом, выделение у животных сводится в основном к экскреции азотистых веществ.

Размножение

Продолжительность жизни организмов ограничена, однако все они обладают способностью непрестанно «поддерживать жизнь», обеспечивая выживание вида. Вид выживает в результате того, что родители передают потомству свои основные признаки, независимо от того, возникло ли потомство в результате полового или бесполого размножения. В поисках причин, обусловливающих такую передачу признаков (наследование), «редукционисты» открыли нуклеиновые кислоты — ДНК (дезоксирибонуклеиновую кислоту) и РНК (рибонуклеиновую кислоту). В молекулах этих кислот содержится закодированная информация, передающаяся от одного поколения организмов другому, следующему за ним.

Рост

Объекты неживой природы (например, кристаллы или сталагмиты) растут путем наращивания вещества на своей наружной поверхности. Живые же существа растут изнутри, используя питательные вещества, поступающие в организм с пищей. В результате ассимиляции этих веществ образуется новая живая материя.

Перечисленные выше семь главных признаков живого в той или иной степени присущи всем организмам. Все эти признаки — лишь *наблюдаемые* проявления главных свойств материи, т. е. ее способности извлекать, накапливать и использовать энергию извне. Но, кроме того, живая материя способна не только поддерживать, но и увеличивать свои энергетические запасы. В отличие от живой материи мертвое органическое вещество легко разрушается под действием механических и физических факторов среды. Живые существа обладают встроенной системой *саморегуляции*, которая поддерживает процессы жизнедеятельности и препятствует неуправляемому распаду структур и веществ и бесцельному выделению энергии. Такая регуляция направлена на поддержание гомеостаза на всех уровнях организации живых систем — от молекул до целых сообществ.

Все перечисленные здесь особенности живого рассматриваются более подробно в соответствующих разделах книги, причем во многих главах описаны химические и физические механизмы, лежащие в основе тех или иных явлений. Этим мы обязаны успешным исследованиям последних лет. Наши знания о том, что происходит в клетке или в организме, несомненно, обогатились после открытия и изучения ДНК, белкового синтеза, механизмов наследственности, ферментов, гормонов, иммунного ответа и многих других аспектов структуры и функции живых организмов.

В приложениях, помещенных в конце третьего тома, вы найдете некоторые сведения, необходимые любому биологу, и в том числе: сведения по химии, описания методов научного познания, экспериментальных подходов и многое другое. Приложения составлены так, чтобы снабдить необходимой информацией тех студентов, у которых есть существенные пробелы в той или иной области. Освоив эту информацию, можно попытаться выработать у себя способность к критической оценке и описанию наблюдаемых явлений. Ведь именно такой способ мышления лежит в основе любого научного поиска.

2

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

2.1. Классификация

2.1.1. Для чего она нужна?

Если вам когда-либо доводилось наблюдать, как ребенок разбирает цветные леденцы или сортирует марки, билеты на футбол или другие предметы, которые он коллекционирует, то вы, вероятно, стали свидетелем одного из наиболее характерных для нас инстинктивных действий — желания разложить все по «полочкам». В этом и состоит суть классификации. **Классификация** —это распределение предметов по группам на основе каких-то общих для них свойств. Раздел науки, посвященный принципам, методам и правилам классификации называют **таксономией**. Почему же мы охвачены желанием все классифицировать? По мнению некоторых биологов, ответ на этот вопрос очень прост: мы классифицируем предметы, явления, события, потому что это дает нам некоторое преимущество для выживания. Когда наше восприятие оказывается перегруженным огромным числом различных раздражителей, мы, стремясь осмыслить эти раздражители, начинаем классифицировать их. Наши первые шаги в классификации могут быть ошибочными; так, например, маленький ребенок иногда может назвать собакой любой предмет на четырех ножках. Однако постепенно у человека вырабатывается определенная система, позволяющая ему справиться со сложностью окружающего мира.

На Земле обнаружено до полутора миллионов различных видов живых организмов, однако, согласно проведенным оценкам, это число должно достигать 10–100 млн. И неудивительно поэтому, что попытки классифицировать эти организмы уходят в очень далекие времена. Существующие классификации отличаются друг от друга в зависимости от того, для каких целей они предназначаются. В древнем Китае, например, царство животных было разбито на ряд таких групп, которые в наши дни, мягко говоря, выглядят очень странными. Это, в частности, мифические животные, бездомные собаки, животные, разбившие когда-то цветочную вазу или же напоминающие издали мух. Примером более понятной классификации может служить разделение растений на ядовитые и съедобные, или животных на летающих и нелетающих. В современных же классификациях, как мы увидим далее, особый акцент, часто делается на эволюционных связях между организмами.

По мере того как наши сведения о живых организмах расширяются, изменяется и классификация. Однако следует иметь в виду, что ни одна из существующих систем классификации не может считаться совершенной, поскольку все они созданы с учетом нашего собственного удобства.

2.1.2. Таксономия

Таксономия подразделяется на две ветви: первая ветвь имеет отношение к присвоению названий организмам, это — **номенклатура**, а вторая — к распределению организмов по группам, это — **систематика**. В основе систематики лежат сходства организмов и различия между ними.

Биологическая номенклатура основана на биномиальной системе, создателем которой был шведский натуралист Карл Линней (1707–1778 гг.). В биномиальной системе каждому организму присваивается два латинских

названия: родовое и видовое. Родовое название пишется с прописной буквы, видовое — со строчной. Человек, например, имеет название *Homo sapiens*; здесь родовое название *Homo* и видовое — *sapiens*. Латинские названия рода и вида пишутся курсивом. Их можно написать и обычным шрифтом, но в этом случае они должны быть подчеркнуты, например Homo sapiens. При написании латинского названия организма об этом нельзя забывать. Родовое название может быть сокращено до одной (первой) буквы, например *H. sapiens*. (Сокращать можно только в том случае, если непосредственно перед этим было использовано полное название организма.) Латинские названия организмов приняты во всем мире. Это дает возможность избежать путаницы, вызываемой существованием местных вариантов общепринятых названий. Так, в частности, растение *Ficus caria* имеет несколько широко распространенных названий: инжир, фиговое дерево, смоковница и фига. Снежного барса *Uncia uncia* называют также ирбисом, а у снежного барана *Ovis canadensis* есть еще два названия: чубук и толсторог. Не меньшая путаница возникает и в тех случаях, когда одно и то же название используется для обозначения представителей более чем одного вида. Зимовником, например, называют безвременник (*Colchicum*), относящийся к сем. мелантиевых, и морозник (*Helleborus*), относящийся к сем. лютиковых.

2.1.3. Таксономическая иерархия

Линней в конечном счете расширил биномиальную систему, включив в нее больше групп, чем только роды и виды. Он составил иерархию групп, расположив наиболее крупную группу — **царство** — на вершине иерархии. Разработанная им иерархия групп используется по сей день. В

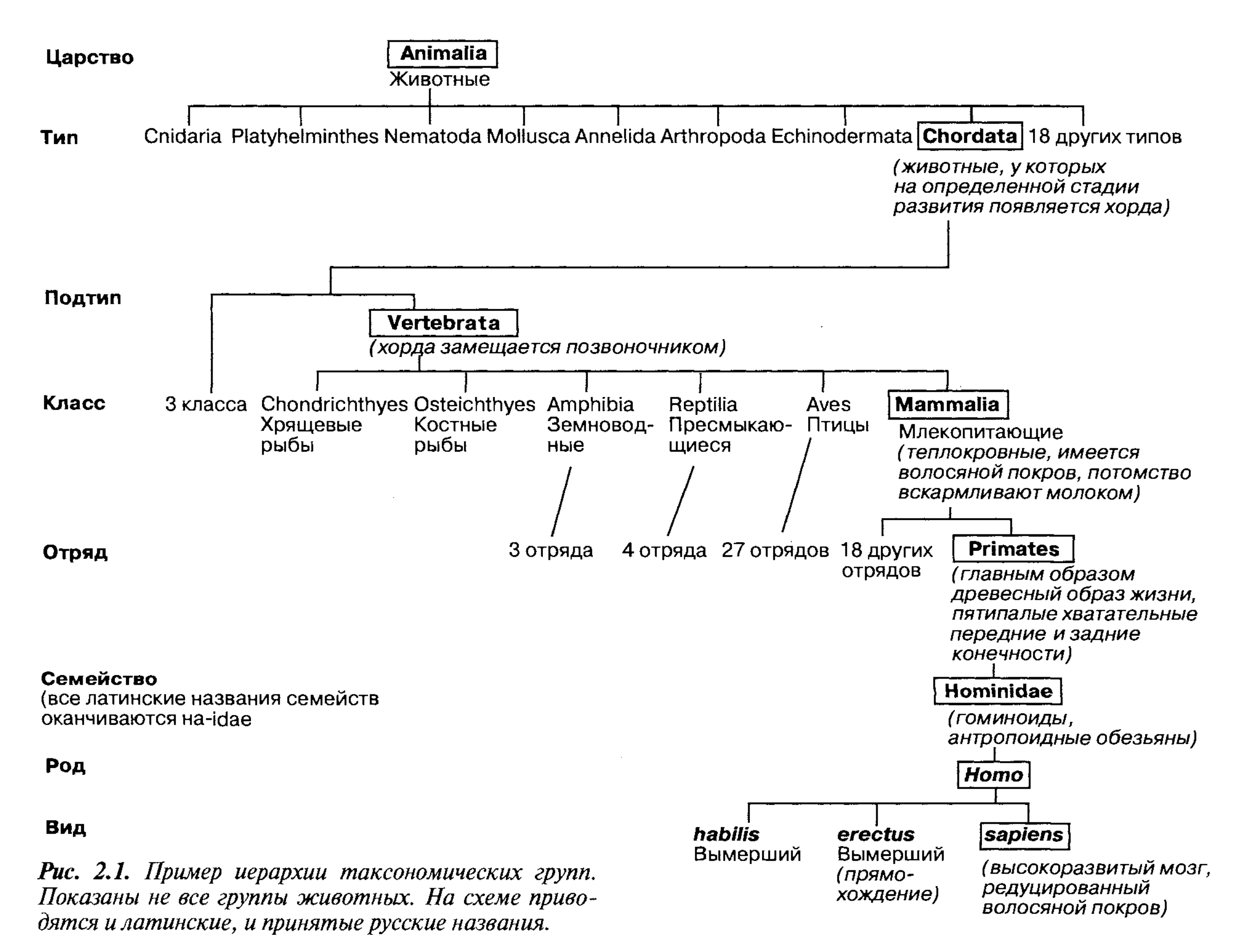


Рис. 2.1. Пример иерархии таксономических групп. Показаны не все группы животных. На схеме приводятся и латинские, и принятые русские названия.

нее входят следующие иерархические единицы (в порядке снижения иерархической значимости):

Царство*
Тип (отдел у растений) — введен Геккелем в конце XIX в.
Класс*
Отряд* (у растений — порядок)
Семейство — введено при жизни Линнея
Род*
Вид*

* Введено Линнеем

Конкретный пример классификации царства животных приведен на рис. 2.1. Как видно из приведенного рисунка, каждая группа, или таксон, может в свою очередь включать в себя ряд других групп (таксонов) более низкого ранга. Например, в подтип Vertebrata (позвоночные) входит шесть классов, а род *Homo* (человек) состоит из трех видов, два из которых вымерли. Каждой группе присущи признаки, уникальные для представителей этой группы. Такие признаки называются диагностическими. Волосяной покров, например, имеется только у млекопитающих (класс Mammalia). Следовательно, волосяной покров — диагностический признак млекопитающих. Однако млекопитающие, как птицы, пресмыкающиеся, земноводные и рыбы, обладают всеми диагностическими признаками предшествующей в иерархии группы, а именно позвоночных.

Иерархические группы могут в свою очередь, подразделяться на подгруппы, например подтип Vertebrata (позвоночные; рис. 2.1), или же, напротив, объединяться в надгруппы, такие как надкласс, если это создает некоторые удобства. Поскольку иерархии должны быть построены так, чтобы ими было удобно пользоваться, их часто видоизменяют.

2.1.4. Виды

Из всех уровней иерархии наиболее точное определение имеет термин «вид». Вид можно определить как **группу близкородственных организмов, которые могут скрещиваться друг с другом, давая фертильное потомство**. В некоторых случаях скрещивание двух близкородственных организмов приводит к появлению *стерильного* потомства. Так, гибрид (мул), полученный от скрещивания лошади (кобылы) и осла (самца) бесплоден. Следовательно, осел и лошадь по определению относятся к разным видам.

Мул отличается от родителей большей выносливостью, обусловленной наследованием здоровых признаков от обоих родителей (**гибридная мощность**).

Известны исключения из правила, касающегося фертильности потомства. Так, например, львы и тигры относятся к разным видам. Однако, если потомство, полученное от скрещивания тигра с львицей, может дать фертильное потомство, то потомство, полученное от льва и тигрицы, *стерильно*. Но поскольку в природных условиях тигры, как правило, обитают в лесах, а львы — в прериях, скрещивание между ними возможно лишь в неволе.

Каждый вид обладает своими индивидуальными морфологическими, поведенческими и экологическими признаками (рис. 2.2; см. также гл. 27). Если мы мысленно проследуем вверх по лестнице таксономической иерархии, то увидим, что число признаков, общих для членов одной группы, уменьшается. Например, представители одного и того же рода обладают большим числом сходных признаков, чем члены одного и того же семейства или отряда.

Как видно из сказанного, дать точное определение вида практически невозможно. И это неудивительно, поскольку с течением времени виды претерпевают определенные изменения (эволюционируют). В соответствии с теорией естественного отбора, процесс изменения видов обусловлен выживанием наиболее приспособленных особей, т. е. особей, наилучшим образом адаптированных к условиям конкретной окружающей среды. При возникновении в окружающей среде каких-либо изменений отбор благоприятствует именно таким особям, что в результате и приводит к постепенному изменению вида на протяжении многих поколений. В тех случаях, когда различные популяции одного и того же вида оказываются изолированными друг от друга, например экологическими или физическими преградами, такими как океан или горные цепи, дальнейшее развитие этих популяций может пойти разными путями и привести в конце концов к тому, что скрещивание между ними станет невозможным. Они станут разными видами.

В некоторых случаях между разными видами может и не быть резких генетических различий. Так, в частности, серебристую чайку и клушу от-

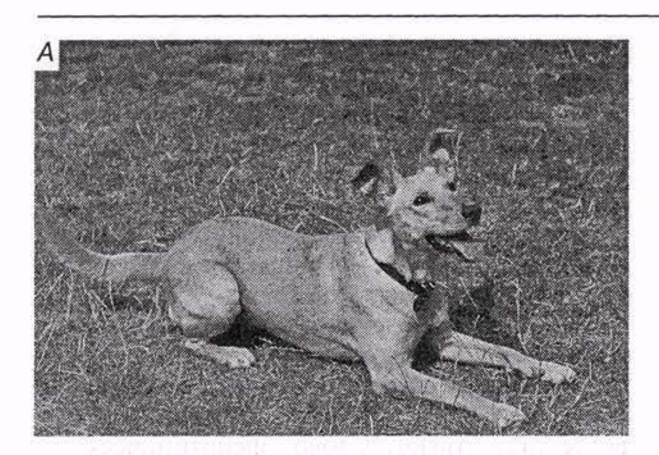






Рис. 2.2. А. Canis familiaris, домашняя собака. Поскольку собаки всех пород успешно скрещиваются друг с другом, их относят к одному и тому же виду. Б. Canis latrans (койот). Этот представитель семейства собак широко распространен в Северной Америке; питается падалью. В. Canis lupus (волк). Широко распространен в Северном полушарии, где его ареал перекрывается с ареалами двух других видов. Известны случаи успешного скрещивания койотов и волков с собаками, причем потомство, появляющееся от этого скрещивания, фертильно. Приведенный пример показывает, как трудно дать точное определение вида. Нередко бывает даже еще труднее точно определить более крупные таксономические группы, такие, например, как род и порядок. Все собачьи относятся к отряду Carnivora (хищные).

носят к разным видам, поскольку они различаются по морфологическим и поведенческим особенностям и обычно не скрещиваются. Но в некоторых случаях они гнездятся в одном и том же месте и изредка все же образуют семейные пары (гл. 27).

2.1.5. Искусственная и естественная классификации

Существуют два типа классификации — искусственная и естественная. В **искусственной классификации** за основу берут один или несколько легко различимых признаков. Она создается и применяется для решения практических задач, когда главным является удобство использования и простота. Искусственной классификацией была и упоминавшаяся уже система классификации, принятая в древнем Китае. Линней всех червеобразных организмов объединил в одну группу Vermes. В эту группу вошли крайне различные животные: от простых круглых (нематоды) и дождевых червей до змей. Классификация Линнея также относится к разряду искусственных, поскольку в ней не учитывались важные природные взаимоотношения — в частности тот факт, что у змей, например, имеется позвоночник, а у дождевого червя его нет. На самом деле змеи имеют больше общего с другими позвоночными, чем с червями. Примером искусственной



Рис. 2.3. Эволюционное древо жизни, охватывающее пять царств по классификации Маргелиса и Шварца (разд. 2.2). Длина линий не отражает продолжительности соответствующего периода.

классификации рыб может служить разделение их на пресноводных, морских и рыб, населяющих солоноватоводные водоемы. Эта классификация основана на предпочтении этими животными определенных условий окружающей среды. Такое разделение удобно для изучения механизмов осморегуляции. Аналогично этому всех организмов, которых можно видеть с помощью микроскопа, называют микроорганизмами (разд. 2.2), объединяя их таким образом в единую группу, удобную для изучения, но не отражающую естественных взаимосвязей.

Естественная классификация — это попытка использовать естественные взаимосвязи между организмами. В этом случае учитывается больше данных, чем в искусственной классификации, при этом принимаются во внимание не только внешние, но и внутренние признаки. Учитываются сходство в эмбриогенезе, морфологии, анатомии, физиологии, биохимии, клеточном строении и поведении. В наши дни чаще пользуются естественной и филогенетической классификациями. **Филогенетическая классификация** основана на эволюционных взаимосвязях. В этой системе, согласно существующим представлениям, в одну группу объединяются организмы, имеющие общего предка. Филогения (эволюционная история) той или иной группы может быть представлена в виде родословного древа, такого, например, как показано на рис. 2.3.

Наряду с уже рассмотренными классификациями существует также **фенотипическая классификация**. Такая классификация представляет собой попытку избежать проблемы установления эволюционного родства, которое подчас оказывается очень трудным и очень противоречивым, особенно в тех случаях, когда необходимые ископаемые остатки слишком малочисленны или вовсе отсутствуют. Слово «фенотипический» происходит от греч. phainomenon, т. е. «то, что мы видим». Эта классификация основана исключительно на внешних, т. е. видимых, признаках (фенотипическое сходство), причем все учитываемые признаки считаются одинаково важными. Учитываться могут самые разнообразные признаки организма по принципу чем больше, тем лучше. И совсем необязательно, чтобы они отражали эволюционные связи. Когда накапливается определенное число данных, на их основе рассчитывается степень сходства между различными организмами; обычно это делается с помощью компьютера, поскольку расчеты крайне сложны. Использование компьютеров в этих целях получило название **численной** таксономии. Фенотипические классификации часто напоминают филогенетические, хотя при их создании такая цель не преследуется.

2.1.6. Определение организмов и ключи

Определительные (диагностические) таблицы, значительно облегчают биологу идентификацию организмов. Для этого прежде всего составляют перечень признаков данного организма и затем сопоставляют их с диагностическими признаками отдельных таксономических групп. Для определения, как правило, используются легко различимые признаки, такие как форма, окрас, число конечностей, сегментов и т. д. Следовательно, определение является *искусственным* или *фенотипическим*, поскольку при этом полагаются исключительно на внешний вид (фенотип) организма. Несмотря на это, почти все диагностические таблицы позволяют определить принадлежность организма к определенному таксону, который является частью естественной филогенетической иерархической классификации.

Таблица 2.1. Выдержка из таблицы для определения культивируемых бобовых (Leguminosae)

1. Деревья или кустарники	2
Травянистые и однолетние растения	15
2. Вьющиеся	3
Не вьющиеся	4
3. Цветки ярко-красные	Красоцвет (*Clianthus dampieri*)
Цветки розовато-лиловые, иногда белые, образуются на побегах	Глициния
4. Цветки целиком или частично желтые	5
Цветки не желтые	8
5. Стебли с шипами и колючками	6
Стебли без шипов и колючек	7
6. Листьев нет, все растение покрыто колючками	Утесник обыкновенный
Молодые побеги покрыты листьями, старые – колючками	Дрок
7. Молодые стебли в сечении квадратные, листья мелкие, состоят из трех листочков	Ракитник
Стебли в сечении не квадратные, листья длиной более 2,5 см	9
8. и т. д.	

Существуют несколько типов различных диагностических таблиц, самыми простыми из которых служат **дихотомические таблицы**. Эти таблицы состоят из пронумерованных (1, 2, 3 и т. д.) парных утверждений, образующих ступень. Каждая ступень представляет определенный признак. Утверждения в одной паре должны быть *противоположными* и *взаимоисключающими*. Для определения таксономической принадлежности организма рассматривают эти пары утверждений по порядку. При этом большая группа организмов по мере перехода от одной ступени к другой последовательно распадается на все меньшие группы — и так до тех пор, пока не будет установлено, к какой таксономической группе относится данный организм.

Признаки, используемые в определительных таблицах, должны быть морфологическими и легко различимыми. Они могут быть **качественными**, например форма брюшка и окраска, и **количественными**, например число волосков и высота стебля. Для определения можно использовать любые признаки, но при этом они должны быть постоянными для данного вида и не изменяться под влиянием окружающей среды. В этом смысле использование размеров и окраски часто оказывается неудачным, поскольку оба этих признака могут изменяться под влиянием окружающей среды, при смене сезонов, с возрастом или в зависимости от состояния организма в момент определения. Выбранные для определения характерные признаки должны по возможности встречаться в двух или более вариантах. Например, такой признак, как «форма стебля», может встречаться в одном из двух вариантов: либо «круглый в сечении», либо «в сечении прямоугольный».

После каждого утверждения стоит число, отсылающее нас к соответствующей ступени; если утверждение, содержащееся на данной ступени, находится в соответствии с внешним видом организма, то стоящее после него число указывает номер той ступени, которую необходимо рассмотреть следующей. Например, если при определении культивируемых бобовых (Leguminosae), включающих горох и фасоль (табл. 2.1), вы пришли к ступени 5 и увидели, что на стеблях растения нет шипов или колючек листового происхождения, то далее необходимо, пропустив ступень 6, перейти к ступени 7 и т. д. (табл. 2.1).

2.2. Пять царств

Еще сравнительно недавно по всеобщему признанию все организмы подразделяли на два царства — царство животных и царство растений. Основное различие между животными и растениями сводили к способу питания. Животными считали тех, кто использовал в качестве пищи готовый органический материал (**гетеротрофный способ питания**), растениями — организмы, сами синтезирующие необходимый органический материал из неорганических соединений (**автотрофный способ питания**). Если точнее, то гетеротрофные организмы — это те, которые должны получать углерод в виде его органических соединений, а автотрофные организмы способны использовать углерод в неорганической форме, а

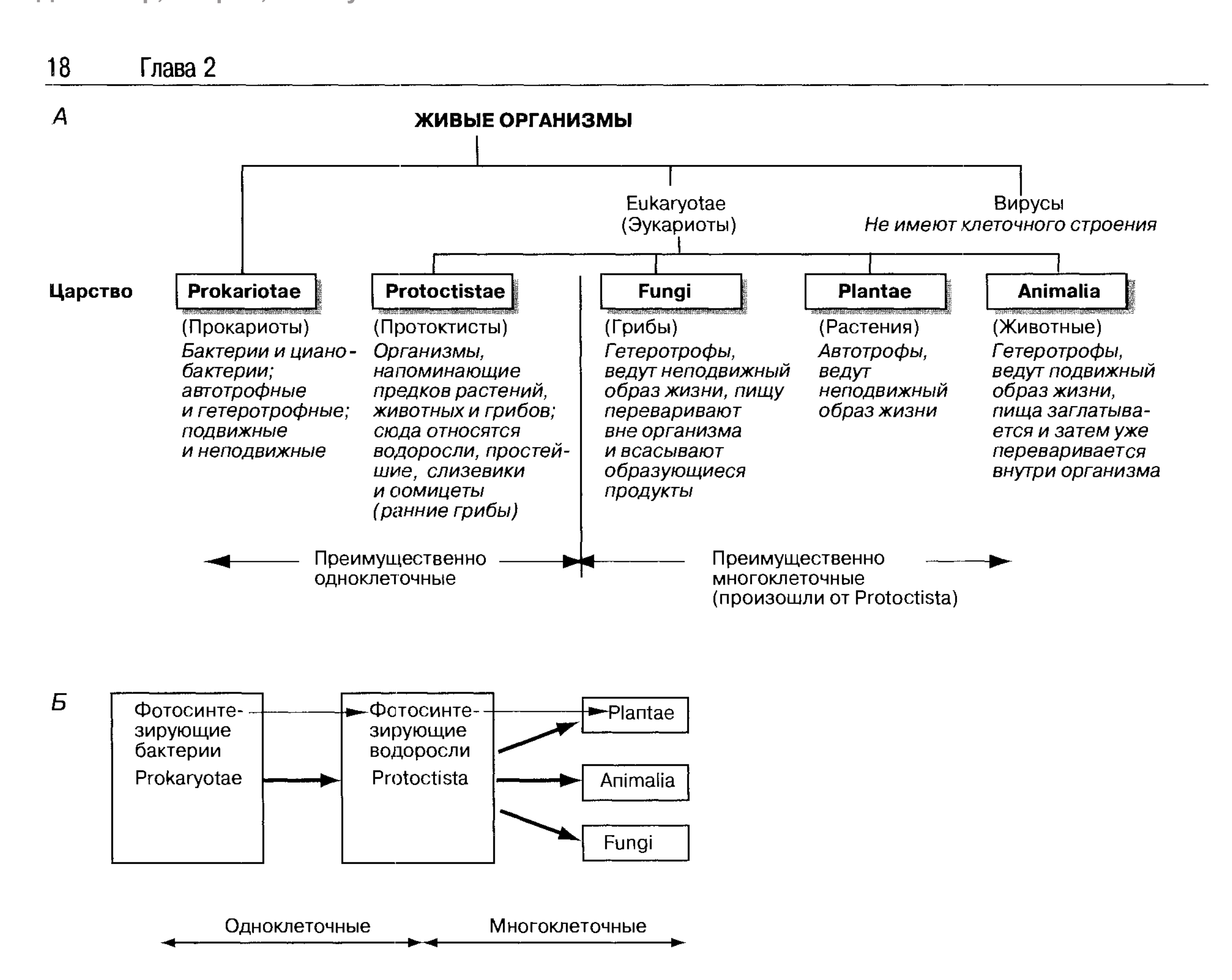


Рис. 2.4. А. Классификация по Маргелису и Шварцу: все организмы разделяются на пять царств. Вирусы не соответствуют ни одной из групп в данной классификации живых организмов, поскольку они устроены слишком просто, не имеют клеточного строения и не способны существовать независимо от других организмов. Б. Эволюционные взаимоотношения между пятью царствами. Как видно из схемы, начиная с протоктистов, эволюция происходила в направлении многоклеточности.

именно в виде диоксида углерода (CO_2, углекислый газ). Животным обычно приходится разыскивать пищу и поэтому они должны быть способны к локомоции. А это предполагает наличие нервной системы, обеспечивающей координацию движений у более высокоорганизованных животных. Растения же ведут неподвижный образ жизни, они неспособны передвигаться и, следовательно, нервная система им не нужна.

Однако в этой классификации упускается из виду тот очевидный факт, что все клеточные организмы распадаются на две естественные группы, называемые теперь прокариотами и эукариотами.

Между двумя этими группами существует фундаментальное различие. Термины «прокариоты» и «эукариоты» отражают различие в локализации ДНК (генетического материала) в клетке. У прокариот ДНК не окружена ядерной мембраной и свободно плавает в цитоплазме. Иными словами, у этих клеток нет истинного (оформленного) ядра (pro — перед; karyon — ядро). В клетках же эукариот имеется настоящее ядро (eu — полностью, хорошо). Эукариоты эволюционировали от прокариот.

Деление всех организмов на животных и растения сталкивается с определенными трудностями. Например, грибы — гетеротрофы, но при этом они не способны передвигаться. Так куда же их отнести? Чтобы выйти из этого положе-

ния, было решено, что должно существовать более двух царств. В 1982 г. Маргелис и Шварц (Margulis, Schwartz) предложили систему, предусматривающую наличие пяти царств — царство прокариот и четыре царства эукариот (рис. 2.4). Система Маргелиса и Шварца получила широкое признание и именно ее теперь рекомендуют использовать. Считают, что эукариоты образуют надцарство Eukaryotae. Самая противоречивая группа — это протоктисты, возможно потому, что это не естественная группа. Подробно этот вопрос рассматривается в разд. 2.6.

Другую группу «организмов», не укладывающихся ни в одну из систем классификации, образуют вирусы. Вирусы — это чрезвычайно мелкие частицы, состоящие только из генетического материала (ДНК или РНК), окруженного защитной белковой оболочкой. В отличие от всех других организмов вирусы не имеют клеточного строения и способны размножаться, лишь проникнув в живую клетку. Природа вирусов обсуждается в разд. 2.4, а на рис. 2.4, *А* они выделены в дополнительную группу.

Все мельчайшие организмы, хотя они и не образуют естественной таксономической единицы, часто объединяют в одну группу под общим названием **микроорганизмы** или **микробы**. Эта группа включает в себя бактерий (прокариоты), вирусы, грибы и протоктисты. Такое объединение удобно в практических целях, поскольку методы, используемые для изучения этих организмов, как правило, схожи. Так, в частности, для их визуального наблюдения нужен микроскоп, а их культивирование следует проводить в асептических условиях. Наука, изучающая микроорганизмы, образует одну из ветвей биологии, называемую **микробиологией**. Микроорганизмы приобретают все большее значение в таких областях науки, как биохимия, генетика, агробиология и медицина; кроме того, они составляют основу важного направления в промышленности, называемого **биотехнологией**. Этот вопрос более подробно рассматривается в гл. 12. Некоторые микроорганизмы, такие как бактерии и грибы, играют еще и важную экологическую роль в качестве редуцентов (разд. 10.3.2.).

2.3. Прокариоты

К царству прокариот относятся организмы, которых обычно называют бактериями. Это — наидревнейшая группа, появившаяся примерно 3,5 млрд. лет назад; к тому же это и мельчайшие организмы, обладающие клеточной структурой. Свойства прокариот суммированы в табл. 2.2. Как правило, прокариоты представлены одиночными клетками, хотя сине-зеленые водоросли (цианобактерии, Cyanobacteria) могут образовывать цепочки клеток, называемые **нитями**.

Некоторые бактерии прилипают друг к другу, образуя характерные скопления, напоминающие гроздья винограда (рис. 2.10), однако объединившиеся клетки остаются абсолютно независимыми друг от друга. Индивидуальную бактериальную клетку можно увидеть только с помощью микроскопа, почему их и называют **микроорганизмами**. Наука, изучающая бактерий — **бактериология** — составляет важную ветвь микробиологии.

Бактерии различаются по своим размерам: их длина колеблется от 0,1 до 10 мкм, а диаметр в среднем составляет — 1 мкм. Таким образом, в бактериальной клетке достаточно места, чтобы поперек нее уместилось 200 молекул глобулярных белков среднего размера (5 нм в диаметре). Поскольку такие молекулы способны диффундировать примерно на расстояние 60 мкм в секунду, никаких специальных механизмов транспорта этим организмам не нужно.

Бактерий можно обнаружить повсюду: в почве, и в пыли, в воде и в воздухе, внутри и на поверхности животных и растений. Некоторые бактерии поселяются в горячих источниках с температурой 78 °С или выше. Другие способны выжить при очень низких температурах и даже пережить определенные периоды замораживания во льду. Встречаются бактерии и в глубоких расселинах на дне океана при очень высоком давлении и температуре 360 °С. С них начинаются уникальные пищевые цепи в этих областях океана.

Число бактерий невообразимо велико; установлено, что в одном грамме плодородной почвы содержится 2,5 млрд. бактерий; в 1 $см^3$ свежего молока их содержание может превышать 3 млрд. Вместе с грибами бактерии имеют жизненно важное значение для всех других организмов, поскольку, разрушая в результате своей жизнедеятельности органические вещества, они обеспечивают циркуляцию биогенных элементов в природе. Кроме того, они приобретают все более важное значение в жизни человека, и не толь-

Таблица 2.2. Основные различия между прокариотами и эукариотами

Признак	*Прокариоты*	*Эукариоты*
Организмы	Бактерии	Протоктисты, грибы, растения и животные
Размеры клеток	Диаметр в среднем составляет 0,5–10 мкм	Диаметр обычно составляет 10–100 мкм; объем клетки, как правило, в 1000–10 000 раз больше, чем у прокариот
Форма	В основном одноклеточные	В основном многоклеточные (за исключением Protoctista, многие из которых одноклеточные)
Возникновение в процессе эволюции	3,5 млрд. лет назад	1,2 млрд. лет назад; произошли от прокариот
Клеточное деление	В основном простое деление пополам; веретено не образуется	Митоз, мейоз или сочетание этих способов деления; веретено образуется
Генетический материал	Кольцевая ДНК свободно плавает в цитоплазме ДНК не связана с белками или РНК; хромосом нет	ДНК линейная и локализована в ядре ДНК связана с РНК и белком; хромосомы имеются
Синтез белков	70S-рибосомы (мелкие) Эндоплазматического ретикулума нет (различия и по многим другим деталям белкового синтеза, включая чувствительность к антибиотикам; синтез белков у прокариот, например, ингибируется стрептомицином)	80S-рибосомы (крупные) Рибосомы могут быть прикреплены к эндоплазматическому ретикулуму
Органеллы	Органелл мало Ни одна из них не имеет оболочки (двойной мембраны) Внутренние мембраны встречаются редко; в тех случаях, когда они есть, они ассоциированы с процессами дыхания и фотосинтеза	Органелл много Органеллы окружены мембранами, например, ядро, митохондрии, хлоропласты Множество органелл, окруженных одинарной мембраной, например аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли, микротельца, эндоплазматический ретикулум
Клеточные стенки	Жесткие, содержат полисахариды и аминокислоты; основной опорный материал — муреин	Клеточные стенки зеленых растений и грибов жесткие, содержат полисахариды; основной опорный материал клеточной стенки у растений — целлюлоза, у грибов — хитин (у клеток животных клеточной стенки нет)
Жгутики	Простые, микротрубочек нет; расположены внеклеточно (не окружены плазматической мембраной) Диаметр 20 нм	Сложные, с расположением микротрубочек типа «9 + 2»; окружены плазматической мембраной Диаметр 200 нм
Дыхание	У бактерий происходит в мезосомах; у цианобактерий — на цитоплазматических мембранах	Аэробное дыхание происходит в митохондриях
Фотосинтез	Хлоропластов нет; происходит на мембранах, не имеющих специфической упаковки	В хлоропластах, содержащих мембраны, которые обычно уложены в ламеллы или граны
Фиксация азота	Некоторые обладают такой способностью	Ни один организм не способен к фиксации азота

ко потому, что некоторые из них являются возбудителями различных болезней, но и потому, что в силу разнообразия протекающих в них биохимических реакций они могут использоваться во многих биотехнологических процессах. Более подробно этот вопрос обсуждается в гл. 12.

2.3.1. Строение бактерий

На рис. 2.5 показано строение обобщенной бактерии — типичной прокариотической клетки. На рис. 2.6, *А–Г* изображена широко известная палочковидная бактерия *Escherichia coli*. Обычно она совершенно безвредна. Ее наличие в воде может использоваться в качестве очень надежного показателя загрязнения воды фекалиями. Из всех бактерий *E.coli* изучена лучше всего. Кроме того, это одна из бактерий, генетическая карта которых установлена полностью. Обратите внимание, что у *E. coli* намного меньше видимых внутриклеточных структур, чем в эукариотической клетке (рис. 5.10 и 5.11). На рис. 2.7 показана другая палочковидная бактерия, у которой в отличие от *E.coli* имеется жгутик.

Клеточная стенка

Клеточная стенка бактерий — структура довольно прочная и позволяет клетке сохранять свою форму; это обусловлено наличием в ней **муреина** — молекулы, построенной из параллельных полисахаридных цепей, перекрестно связанных через регулярные интервалы короткими цепями аминокислот. Таким образом, каждая клетка окружена как бы сетчатым мешком, представляющим на деле одну огромную молекулу. Клеточная стенка предохраняет клетку от разрыва при поступлении в нее воды (например, в результате осмоса). Ионы воды и малые молекулы попадают в клетку через мельчайшие поры в клеточной стенке.

В 1884 г. датский биолог Кристиан Грам разработал метод окрашивания, с помощью которого было установлено, что бактерии подразделя-

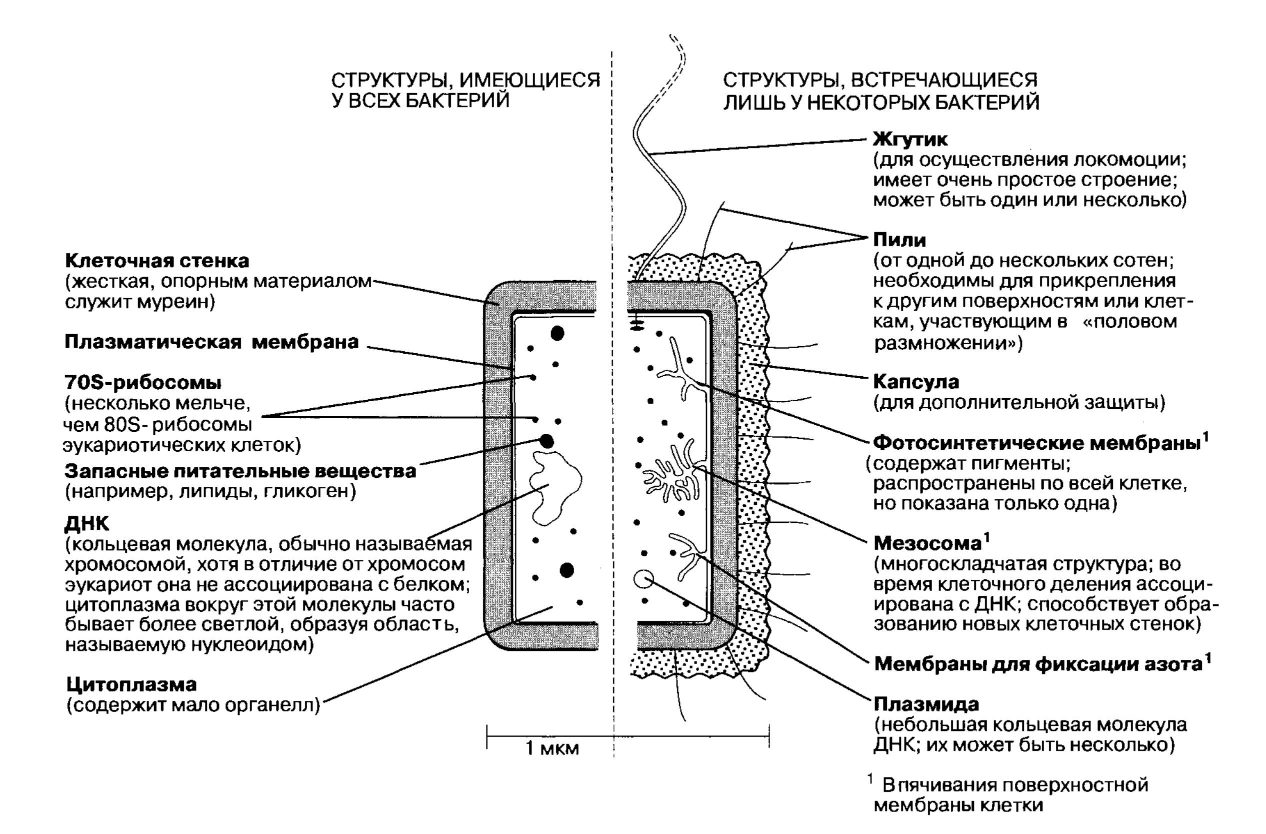


Рис. 2.5. Строение обобщенной палочковидной бактерии (типичной прокариотической клетки). Число субклеточных структур у таких бактерий значительно меньше, чем в эукариотической клетке.

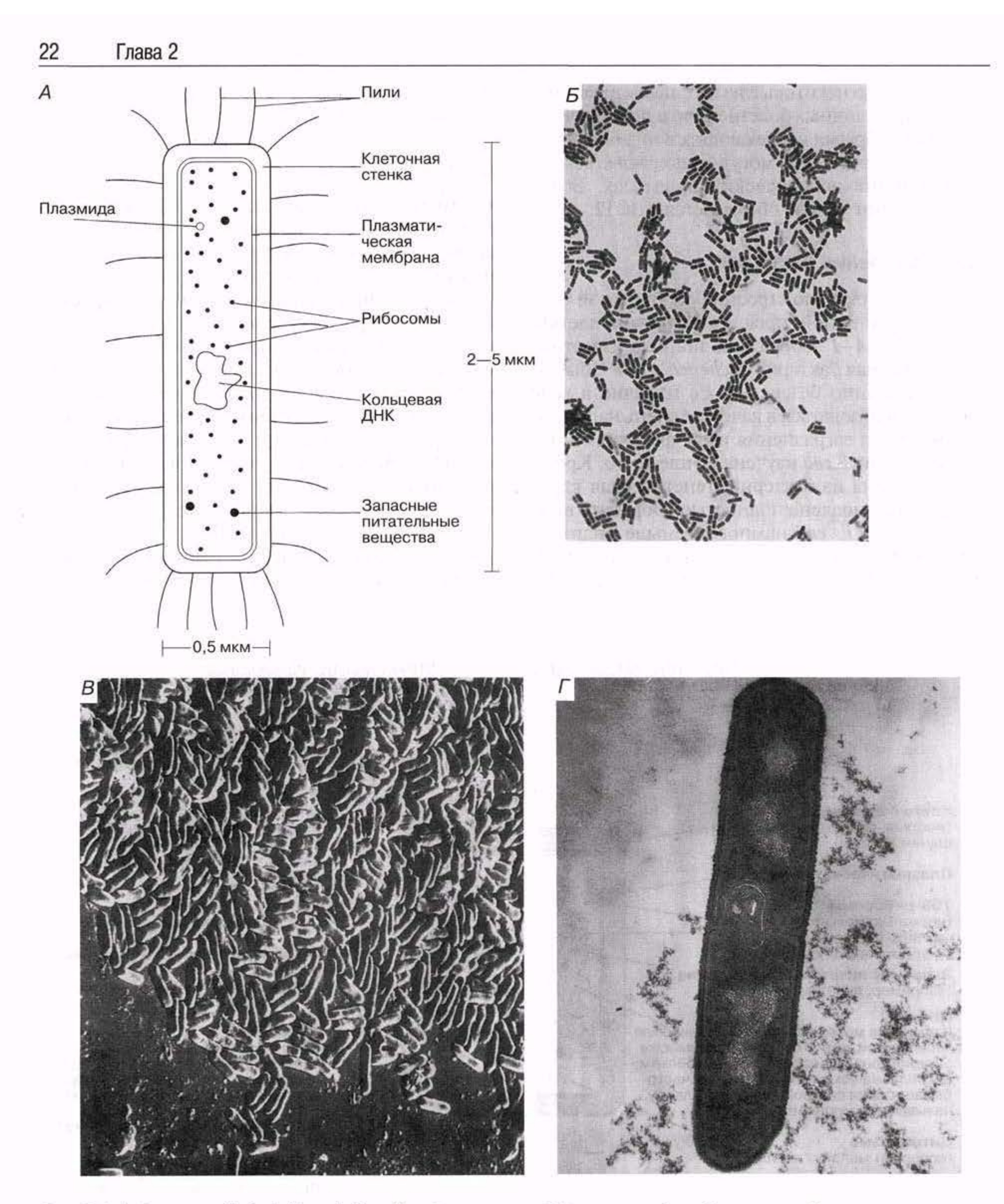


Рис. 2.6. А. Строение Escherichia coli. E. coli представляет собой палочковидную бактерию, обитающую в кишечнике позвоночных. Б. Окрашенные клетки; вид в световом микроскопе при большом увеличении (×1000). В. Микрофотография E. coli, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Г. Микрофотография среза клетки E. coli в процессе деления, полученная с помощью просвечивающего (трансмиссионного) электронного микроскопа (×50 000). В светлых участках находится ДНК. Область, содержащую ДНК, часто называют нуклеоидом.

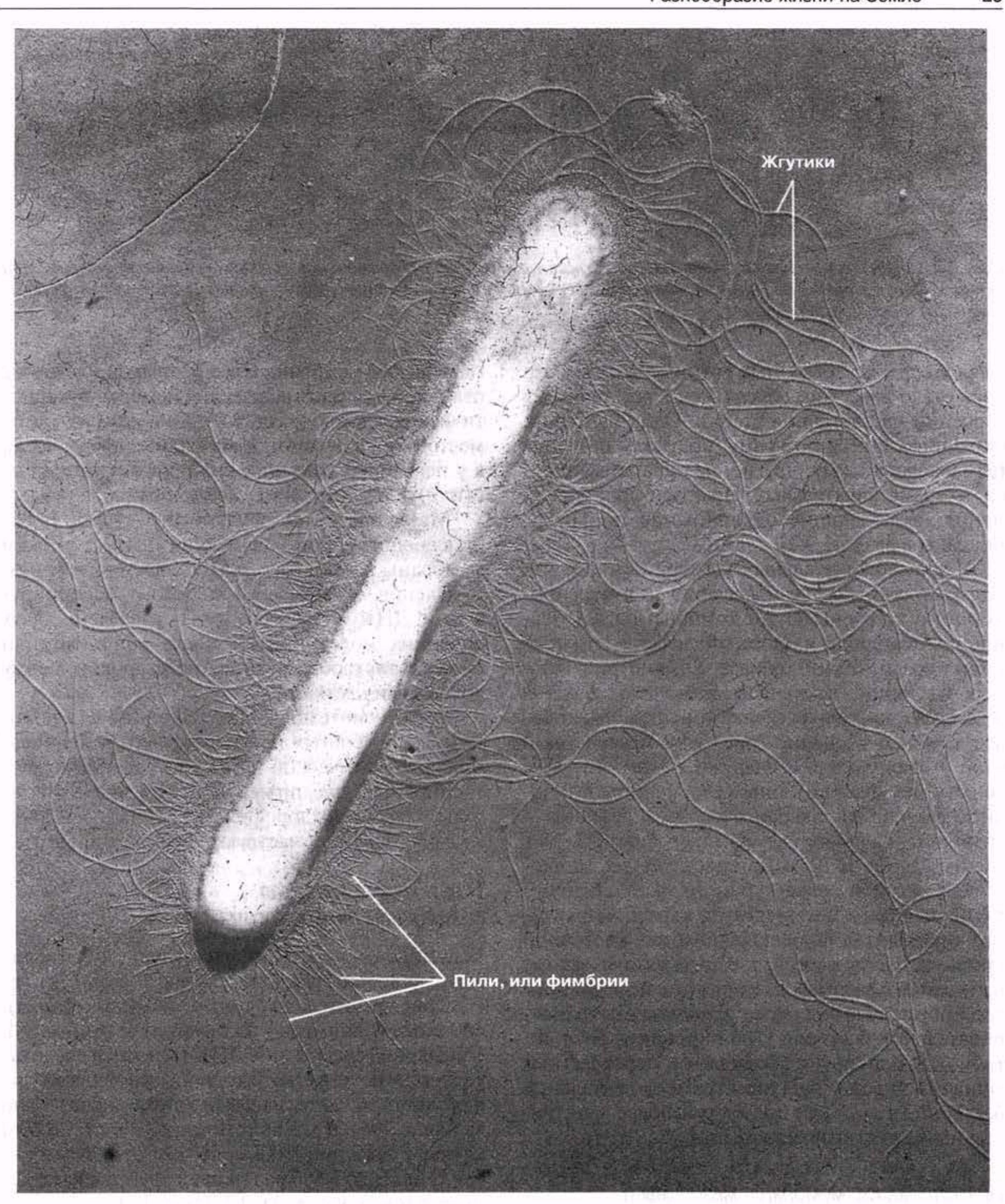


Рис. 2.7. Микрофотография палочковидной бактерии, полученная с помощью просвечивающего электронного микроскопа. Отчетливо видна форма, клеточная стенка, пили и длинные волнистые жгутики (×28 000). Образец напыляли тяжелым металлом, который непроницаем для электронов. Защищенные участки остались не покрытыми, образуя проницаемые для электронов поля. Приводится негатив фотографии, чтобы поля были черными. Данный метод называют затенением; используется для выявления строения поверхности малых объектов.

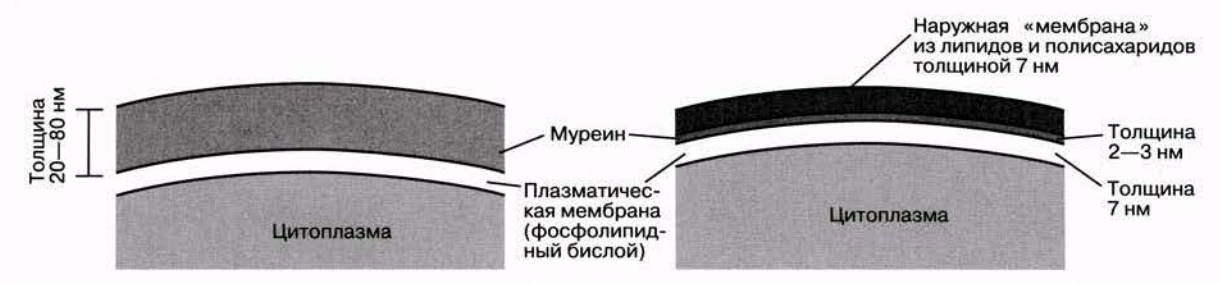


Рис. 2.8. Строение клеточной стенки грамположительных (слева) и грамотрицательных (справа) бактерий. При окрашивании бактерий по Граму на этапе обесцвечивания у грамотрицательных бактерий краситель легко вымывается из тонкого слоя муреина.

ются на две естественные группы, что, как теперь стало известно, обусловлено различиями в строении их клеточной стенки. Одни бактерии, окрашивающиеся по Граму, получили название **грамположительных**, другие, не окрашивающиеся, — **грамотрицательных**. Практические упражнения, включающие окрашивание по Граму, описаны в разд. 12.9.2.

У грамположительных бактерий, таких как *Staphylococcus*, *Bacillus* и *Lactobacillus* в муреиновую сетку встроены другие компоненты, в основном полисахариды и белки, что делает клеточную стенку сравнительно толстой. У грамотрицательных бактерий, таких как *Salmonella*, *E.coli* и *Azotobacter*, клеточная стенка тоньше и имеет более сложное строение (рис. 2.8). Муреиновый слой у этих бактерий снаружи покрыт гладким тонким мембраноподобным слоем липидов и полисахаридов, защищающим клетки от **лизоцима** — антибактериального фермента, содержащегося в слезах, слюне и других биологических жидкостях, а также в белке куриного яйца. Лизоцим расщепляет полисахаридный каркас муреина, что приводит к продырявливанию клеточной стенки и лизису клетки, т. е. к ее осмотическому набуханию и разрыву. Липидно-полисахаридный слой обусловливает также устойчивость грамотрицательных бактерий к пенициллину. Этот антибиотик блокирует образование перекрестных сшивок в муреине растущих грамположительных бактерий, что делает их клетки более чувствительными к осмотическому шоку.

Плазматическая мембрана, мезосомы и фотосинтетические мембраны

Как и у всех других организмов, живое вещество бактериальной клетки окружено полупроницаемой мембраной. По строению и функциям плазматическая мембрана бактериальных клеток не отличается от плазматических мембран эукариотических клеток (разд. 5.9). Она служит также местом локализации дыхательных ферментов, а у некоторых бактерий она образует мезосомы и(или) фотосинтетические мембраны.

Мезосомы — складчатые структуры, представляющие собой впячивания плазматической мембраны клетки (рис. 2.5). Во время клеточного деления мезосомы, по-видимому, ассоциируются с ДНК, что обеспечивает разделение двух дочерних молекул ДНК после репликации и способствует образованию перегородки между дочерними клетками.

У фотосинтезирующих бактерий в мешковидных, трубчатых или пластинчатых впячиваниях плазматической мембраны содержатся фотосинтетические пигменты (в том числе обязательно бактериохлорофилл). Сходные мембранные образования участвуют и в фиксации азота.

Генетический материал (бактериальная «хромосома»)

Бактериальная ДНК представляет собой одиночную кольцевую молекулу длиной около 1 мм (т. е. она значительно длиннее, чем сама клетка), состоящую примерно из 5 млн. пар оснований. Суммарное содержание ДНК (геном), а следовательно, и количество закодированной в ней информации, в бактериальной клетке значительно меньше, чем в эукариотической: в типичном случае у бактерии ДНК содержит несколько тысяч генов, что в 500 раз меньше, чем в клетке человека (см. также табл. 2.2 и рис. 2.5).

Рибосомы

Рибосомы служат местом синтеза белков (см. табл. 2.2 и рис. 5.5).

Капсулы

У некоторых бактерий слизистые или клейкие секреты образуют капсулы; капсулы хорошо видны после негативного контрастирования (когда окрашивают не препарат, а фон). Иногда эти секреты служат для формирования колоний из одиночных бактерий. С помощью секретов бактерии приобретают способность прилипать к различным поверхностям, таким как зубы, частицы ила или скалы. Кроме того, капсулы обеспечивают дополнительную защиту для бактериальной клетки. Так, например, капсулированные штаммы пневмококков свободно размножаются в организме человека, вызывая воспаление легких, тогда как некапсулированные штаммы легко атакуются и разрушаются фагоцитами и поэтому совершенно безвредны.

Споры

Некоторые бактерии, главным образом относящиеся к родам *Clostridium* и *Bacillus*, образуют эндоспоры (т. е. споры, которые располагаются внутри клеток). Споры представляют собой толстостенные долгоживущие образования, отличающиеся очень высокой устойчивостью, особенно к нагреванию, коротковолновому облучению и высушиванию. Локализация спор в клетке бывает различной и служит важным признаком для идентификации и классификации бактерий (см. рис. 2.10).

Жгутики

Многие бактерии подвижны, что обусловлено наличием у них одного или нескольких жгутиков. Жгутик — это простой полый цилиндр, образуемый одинаковыми белковыми молекулами. Несмотря на волнистую форму, они довольно жестки (рис. 2.7). Подвижность бактерий достигается вращением основания жгутика; получается, что жгутик как бы ввинчивается в среду, не совершая беспорядочных биений, и таким образом продвигает бактерию за собой. В качестве примеров бактерий, имеющих жгутики, приведем *Rhizobium* (один жгутик) и *Azotobacter* (много жгутиков); обе бактерии участвуют в круговороте азота в природе.

Подвижные бактерии могут передвигаться в ответ на определенные раздражители, т. е. они способны к таксису. Аэробные бактерии, например, перемещаются в направлении увеличения концентрации кислорода в среде (проявляют положительный аэротаксис), а подвижные фотосинтезирующие бактерии плывут к свету (проявляют положительный фототаксис).

Жгутики лучше всего видны в электронном микроскопе при использовании метода напыления (рис. 2.7).

Пили

На клеточной стенке некоторых грамотрицательных бактерий видны многочисленные тонкие палочковидные выросты, которые называются **пили**, или **фимбрии** (рис. 2.7). Пили короче и тоньше жгутиков и служат для прикрепления к специфическим клеткам или поверхностям. Известны различные типы пилей, но наибольший интерес вызывают **F-пили**, участвующие в половом размножении (разд. 2.3.3).

Плазмиды

Помимо единственной молекулы ДНК, имеющейся у всех бактерий, у некоторых из них обнаруживается еще одна или более плазмид (рис. 2.9). Плазмида — это небольшая кольцевая

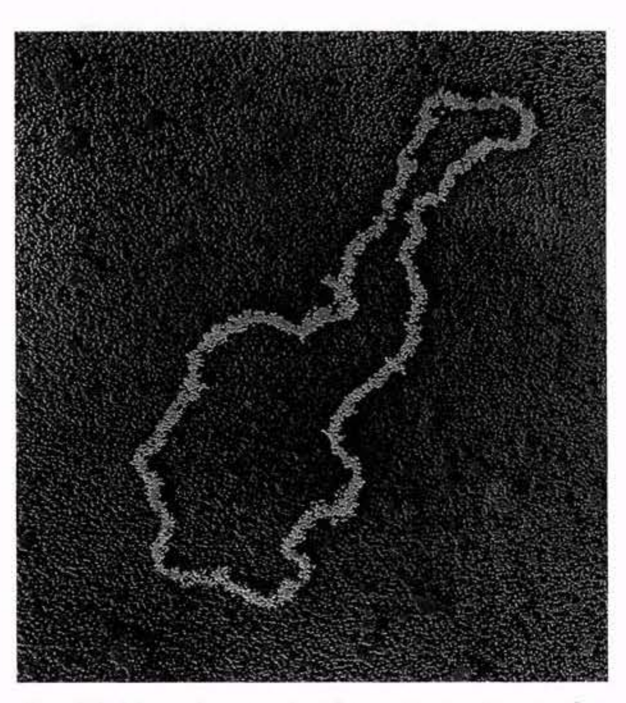


Рис. 2.9. *Микрофотография бактериальной плазмиды, полученная с помощью просвечивающего электронного микроскопа.*

1. КОККИ (сферические)

Кокки

Стафилококки (напоминают виноградную гроздь)

Например: *Staphylococcus aureus*, поселяющийся в носоглотке; различные штаммы стафилококков вызывают фурункулез, воспаление легких, пищевые отравления и другие болезни

Стрептококки (цепочки)

Например: многие виды *Streptococcus*; некоторые из них инфицируют дыхательные пути, вызывая различные болезни, в том числе: *S. pyogenes* вызывает скарлатину и ангину; *S. thermophilus* придает йогурту пикантный вкус; *S. lactis*

Диплококки (по две клетки в одной капсуле)

Капсула

Пневмококки (*Diplococcus pneumoniae)* — единственные представители; вызывают пневмонию

2. БАЦИЛЛЫ (палочковидные)

Одиночные палочки

Например: *Escherichia coli* — обычный кишечный симбионт; *Lactobacillus; Salmonella typhi* — возбудитель брюшного тифа

Палочки, образующие цепочки

Например: *Azotobacter* — азотфиксирующая бактерия; *Bacillus anthracis* — возбудитель сибирской язвы

Бациллы с эндоспорами (споры различаются по своему положению, размерам и форме)

Овальная спора

Сферическая спора

Занимает центральное положение и не вызывает набухания клетки; например, *Bacillus anthracis* — возбудитель сибирской язвы

Расположена на конце, вызывает набухание клетки; например, *Clostridium tetani* — возбудитель столбняка

Спора расположена субтерминально и вызывает набухание; например, *Clostridium botulinum* (споры могут занимать и центральное положение) — возбудитель ботулизма

3. СПИРИЛЛЫ (спиралевидные)

Спиральные палочки с одним жгутиком

Например, *Spirillum*

Следует иметь в виду, что спирохеты, будучи схожи по форме, различаются по способу передвижения, например *Treponema pallidum* — возбудитель сифилиса

4. ВИБРИОНЫ (изогнуты в виде запятой)

Например, *Vibrio cholerae* — возбудитель холеры — имеет только один жгутик

Рис. 2.10. *Различные формы бактерий, проиллюстрированные на примере полезных и болезнетворных представителей.*

молекула дополнительной ДНК, способная к саморепликации. Плазмида несет в себе всего несколько генов, обусловливающих повышенную выживаемость клеток. Некоторые плазмиды делают клетку устойчивой к антибиотикам. Например, в клетках некоторых стафилококков содержится плазмида, несущая ген пенициллиназы — фермента, расщепляющего пенициллин. В результате клетка оказывается устойчивой к пенициллину. Распространение таких генов при конъюгации (разд. 2.3.3) находит важное применение в медицине. Известны и другие плазмидные гены, в частности гены,

1) придающие устойчивость к дезинфицирующим средствам;
2) вызывающие различные болезни
3) отвечающие за сбраживание молока молочнокислыми бактериями при сыроварении
4) придающие способность использовать в качестве пищи такие сложные химические вещества, как углеводороды, и поэтому потенциально пригодные для использования в борьбе с нефтяными пятнами и для образования белка из нефтепродуктов.

2.3.2. Форма клеток

Форма бактериальной клетки является одним из важнейших систематических признаков. Четыре основных типа клеток приведены на рис. 2.10. На этом же рисунке указаны как полезные, так и болезнетворные бактерии.

2.3.3. Размножение

Индивидуальный рост и бесполое размножение

Соотношение поверхность/объем у бактериальных клеток очень велико, что способствует быстрому поглощению питательных веществ из окружающей среды за счет диффузии и активного транспорта. Поэтому в благоприятных условиях бактерии способны расти очень быстро. Рост бактериальных клеток в большой степени зависит от таких факторов среды, как температура, наличие питательных веществ, pH среды и концентрация ионов. Кроме того, облигатным аэробам необходим кислород, а облигатным анаэробам необходимо, чтобы его не было.

Достигнув определенных размеров, диктуемых соотношением объемов ядра и цитоплазмы, бактерии переходят к бесполому размножению путем простого деления, т. е. путем деления на две идентичные дочерние клетки (рис. 2.11). Клеточному делению предшествует репликация ДНК, причем до тех пор, пока процесс репликации не завершится, мезосомы могут удерживать ДНК в определенном положении (рис. 2.5 и 2.6, *В*). Мезосомы могут прикрепляться и к новым перегородкам, образующимся между дочерними клетками, участвуя каким-то образом в синтезе материала клеточной стенки. У самых быстрорастущих бактерий деление происходит через каждые 20 мин.

Половое размножение

В 1946 г. у бактерий было обнаружено половое размножение, но в самой примитивной форме. Гамет в данном случае не образуется, однако наиважнейшее событие полового размножения, а именно обмен генетическим материалом, происходит и в этом случае. Этот процесс называется **генетической рекомбинацией**. Генетическая рекомбинация впервые была обнаружена при изучении *E.coli*. В норме при наличии в среде достаточного количества глюкозы и неорганических солей *E.coli* сама синтезирует все необходимые

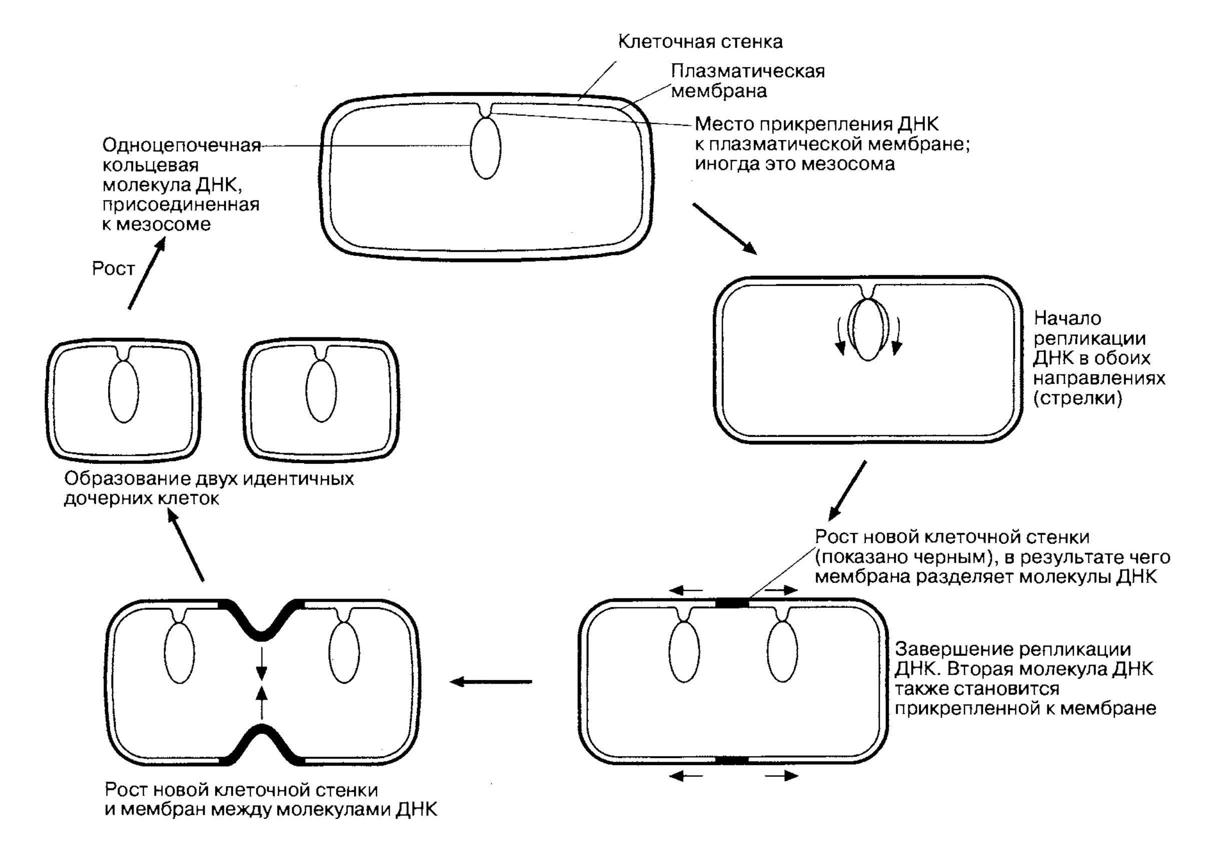


Рис. 2.11. Бесполое размножение бактерий (например, E. coli) простым делением.

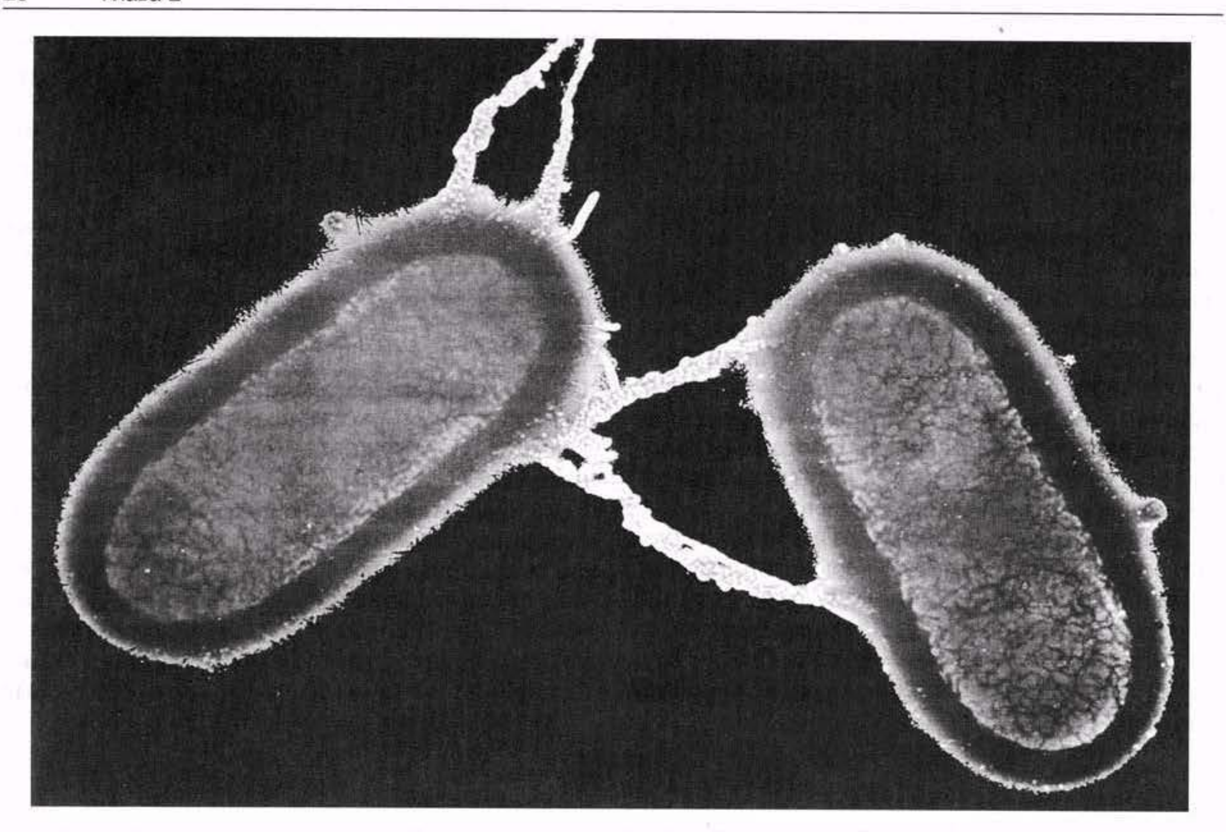


Рис. 2.12. Конъюгация у бактерий. Одна мужская клетка (слева) конъюгирует с двумя «женскими» клетками (×19 475). Второй «женской» клетки на фотографии не видно, так как она находится сверху за пределами фотографии.

ей аминокислоты. В результате облучения этих бактерий у них иногда возникают случайные мутации. Были выделены два типа мутантов: один, не способный синтезировать биотин (витамин) и аминокислоту метионин, и другой — не способный синтезировать аминокислоты треонин и лейцин. В среду, не содержавшую всех четырех факторов роста, помещали по 10^8 клеток каждого мутантного штамма. Теоретически клетки не должны были расти на этой среде. Однако все же было получено несколько сотен колоний (каждая колония возникает из одной исходной клетки), причем оказалось, что в таких клетках имеются все гены, необходимые для образования этих четырех факторов роста. Следовательно, в клетках каким-то образом произошел обмен генетической информацией, но выделить вещество, ответственное за этот процесс, в то время не удалось. В конце концов было установлено (при помощи электронного микроскопа), что клетки *E.coli* могут непосредственно контактировать друг с другом, т. е. у них может происходит **конъюгация** (рис. 2.12).

Таким образом, при конъюгации происходит перенос ДНК между клетками в результате прямого контакта. Одна клетка в этом случае служит донором («мужская» клетка), другая — реципиентом («женская» клетка). Способность клетки служить донором определяется генами, содержащимися в особой плазмиде, называемой половым фактором или **F-фактором** (F от англ. fertility — плодовитость). В этих генах закодирован белок специфических пилей, называемых **F-пилями** или половыми пилями. F-пили участвуют в межклеточном контакте при конъюгации. Пили — структуры полые и предполагается, что именно по этим пилям осуществляется перенос ДНК от донора (F^+) к реципиенту (F^-). Процесс этот показан на рис. 2.13.

Обратите внимание на то, что донорная клетка сохраняет F-фактор, а реципиентная клетка его приобретает и становится F^+. Процесс этот

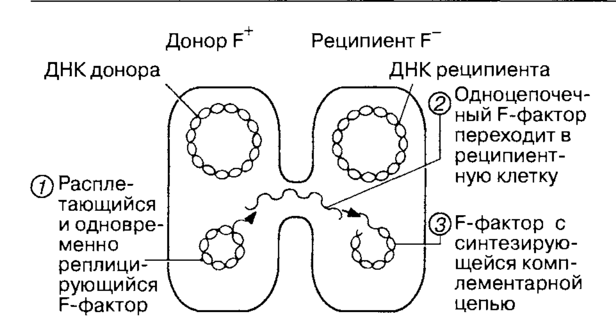


Рис. 2.13. Конъюгация двух бактериальных клеток. Цифрами 1, 2 и 3 обозначены последовательные этапы переноса F-фактора.

протекает медленно, и поэтому прежде чем перенос F-плазмиды завершится, клетка, бывшая изначально F^-, успевает реплицироваться один или несколько раз, и в результате в популяции всегда сохраняются F^--клетки.

F-фактор вызывает особенно большой интерес и потому, что время от времени, примерно в 1 случае из 100 000, он встраивается в молекулу основной ДНК клетки-хозяина. Тогда при конъюгации происходит перенос не только F-фактора, но и всей остальной ДНК. Этот процесс занимает примерно 90 мин, но клетки могут расходиться и раньше, чем произойдет полный обмен ДНК. Такие штаммы постоянно передают всю или большую часть своей ДНК другим клеткам. Эти штаммы называют **Hfr-штаммами** (от англ. H — High — высокая, f — frequency — частота, r — recombination — рекомбинация), потому что донорная ДНК таких штаммов рекомбинирует с ДНК реципиента.

2.3.4. Питание

Питание — это процесс приобретения энергии и веществ. Основываясь на природе необходимого источника энергии или источника углерода — наиважнейшего элемента для роста, — живые организмы можно подразделить на несколько групп. Для синтеза органических соединений живые организмы способны использовать только два вида энергии: энергию света и энергию химических связей. Организмы, использующие световую энергию, называются **фототрофами**, а организмы, использующие только химическую энергию — **хемотрофами**. Фототрофы осуществляют фотосинтез.

Как уже говорилось, организмы разделяют также на автотрофные и гетеротрофные — в зависимости от того, какой источник углерода они используют: неорганическое соединение (диоксид углерода) или разнообразные органические вещества. Таким образом, можно выделить четыре типа питания (табл. 2.3). Среди бактерий встречаются представители всех четырех типов. Наибольшую группу образуют хемогетеротрофные бактерии.

Хемогетеротрофные бактерии

Бактерии этого типа получают энергию из поступающих с пищей химических соединений. Они способны использовать огромное множество различных веществ. Среди хемогетеротрофных бактерий можно выделить три основные группы, а именно сапротрофы, мутуалисты и паразиты.

Сапротрофы представлены организмами, извлекающими питательные вещества из мертвого разлагающегося материала. Для разложения органического материала сапротрофы выделяют на него ферменты. Таким образом, переваривание пищи у них происходит вне организма. Образующиеся при этом растворимые продукты поступают в тело сапротрофа и там ассимилируются.

Сапротрофные бактерии и грибы составляют группу **редуцентов**. Им принадлежит важная роль в разложении органического материала и возврате элементов в природные круговороты. Они образуют гумус из животных и растительных остатков, но при этом они способны и наносить вред, разрушая нужные человеку материалы, особенно пищевые продукты. Значение сапротрофов в биосфере рассматривается в гл. 10.

Мутуализмом (или симбиозом) называют любую форму тесной взаимосвязи между двумя живыми организмами, выгодной для обоих партнеров. Примером бактериального мутуализма может служить *Rhizobium* — бактерия, способная фиксировать азот и живущая в корневых клубеньках бобовых растений, например гороха и клевера, или *Escherichia coli*, обитающая в кишечнике человека и, вероятно, поставляющая человеку витамины группы B и K.

Паразитом называют любой организм, живущий внутри тела или на теле другого организма (**хозяина**), от которого он получает пищу и, как правило, убежище. Хозяевами могут служить представители самых различных видов, причем паразиты наносят ощутимый вред своим хозяе-

вам. Паразиты, вызывающие болезни, называют **патогенами**. Некоторые из них приведены на рис. 2.10 и рассматриваются в гл. 15. Одни паразиты, называемые **облигатными**, могут жить и расти только в живых клетках. Другие, называемые **факультативными**, заражают хозяина, вызывают его гибель и затем живут на его остатках как сапротрофы. Паразиты отличаются чрезвычайной разборчивостью в пище, поскольку они нуждаются во «вспомогательных факторах роста», которые не способны синтезировать сами, но могут получать только от своих хозяев.

Фотоавтотрофные бактерии

Примерами фотоавтотрофных бактерий могут служить цианобактерии, называемые также сине-зелеными бактериями. Водоросли и растения также являются фотоавтотрофами. Все они осуществляют фотосинтез и используют углекислый газ (CO_2) в качестве единственного источника углерода (табл. 2.3). Процесс фотосинтеза впервые появился у бактерий, возможно именно у цианобактерий. Как мы увидим далее, хлоропласты водорослей и наземных растений представляют собой, по-видимому, потомков некогда свободноживущих фотосинтезирующих бактерий, поселившихся в свое время в гетеротрофных клетках (разд. 2.6.1).

Цианобактерии широко распространены в поверхностных водах морей и пресных водоемов. Кроме того, они обнаружены в слизистых подушковидных образованиях на затененных почвах, на скалах, в иле, на древесине и в некоторых живых организмах. Большинство цианобактерий представлены одиночными клетками, хотя некоторые из них объединяются, образуя покрытые слизью нити, например *Anabaena* и *Spirulina*. В отличие от большинства бактерий они, подобно водорослям и растениям, способны к фотосинтезу, а, следовательно, и к выделению кислорода из воды. На рис. 2.14 показано строение типичной цианобактерии *Anabaeta*. Как видно из рисунка, толщу цитоплазмы характерным образом пронизывают фотосинтетические мембраны, на которых располагаются фотосинтетические пигменты. Пигменты представлены хлорофиллом *a*, похожим на пигмент растений и водорослей, и специфическим сине-зеленым пигментом фикоцианином. Клетки цианобактерий, как правило, крупнее клеток других бактерий. Способность цианобактерий выделять кислород в процессе фотосинтеза, наличие у них фотосинтетических мембран, и хлорофилл *a* свидетельствуют о том, что цианобактерии вполне могут быть эволюционным звеном между остальными бактериями и эукариотами.

Некоторые цианобактерии, такие как *Anabaena*, способны **фиксировать** азот. Иными словами, они способны превращать содержащийся в воздухе газообразный азот в аммиак, который затем может быть использован для синте-

Таблица 2.3. Четыре категории организмов, различающихся по типу питания (по источникам энергии и углерода). Приводятся примеры бактерий для каждого типа. Растения — фототрофные организмы, грибы и животные — хемогетеротрофные

		ИСТОЧНИК УГЛЕРОДА	
		Автотрофные *Источник углерода — неорганическое соединение (диоксид углерода)*	***Гетеротрофные*** *Источник углерода — органические соединения*
ИСТОЧНИК ЭНЕРГИИ	**Фототрофные** Используют энергию солнечного света (фотосинтезирующие)	**Фотоавтотрофные** Например, сине-зеленые бактерии (цианобактерии)	**Фотогетеротрофные** Например, пурпурные несерные бактерии
ИСТОЧНИК ЭНЕРГИИ	**Хемотрофные** Используют химическую энергию (хемосинтезирующие)	**Хемоавтотрофные** Например, *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*, нитрифицирующие бактерии, участвующие в круговороте азота	**Хемогетеротрофные** Большинство бактерий — все сапротрофы, паразиты и мутуалисты (симбионты)

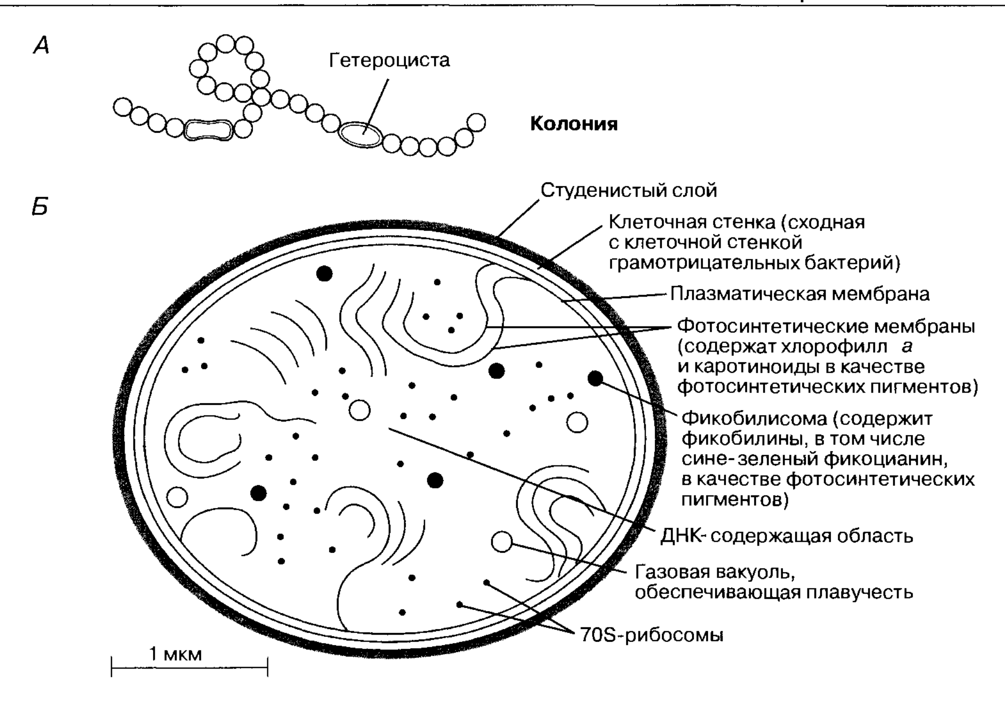


Рис. 2.14. Строение цианобактерии Anabaena. Клетки могут быть одиночными (Б) или объединенными в колонии (А).

за аминокислот, белков и других азотсодержащих органических соединений. Этот процесс происходит в специализированных клетках, называемых **гетероцистами**, которые образуются при недостатке азота. Гетероцисты экспортируют содержащиеся в них азотистые вещества в соседние клетки в обмен на другие питательные вещества, например углеводы.

Хемоавтотрофные бактерии

Эти организмы чаще называют **хемосинтезирующими** бактериями. В качестве источника углерода они используют CO_2 (диоксид углерода), но энергию получают в результате химических реакций. Высвобождение необходимой энергии происходит при окислении таких неорганических веществ, как аммиак и нитриты. Некоторые хемоавтотрофные бактерии играют важную роль в круговороте азота, участвуя в процессе, называемом **нитрификацией**. Процесс нитрификации протекает в две стадии. На первом этапе аммиак окисляется до нитрита, что сопровождается выделением энергии. Этот этап осуществляется такими, например, бактериями, как *Nitrosomonas*. На втором этапе образовавшийся нитрит окисляется до нитрата с высвобождением дополнительной энергии. Этот этап осуществляется, например, *Nitrobacter*

1. $NH_4^+ \xrightarrow{\text{Кислород}} NO_2^- + \text{Энергия}$

2. $NO_2^- \xrightarrow{\text{Кислород}} NO_3^- + \text{Энергия}$

Значение нитрификации рассматривается в разд. 10.4.1, посвященном круговороту азота.

2.3.5. Рост популяции бактерий

***2.1.** Рассмотрим ситуацию, когда одиночная бактериальная клетка помещена в питательную среду и находится в условиях, оптимальных для роста. Перепишите табл. 2.4 и заполните ее, исходя из предположения, что эта клетка и все ее потомки делятся каждые 20 мин.*

*На основе данных заполненной вами таблицы постройте графики.
По вертикальной оси отложите число бактерий (кривая А) и десятичный логарифм этого числа (кривая Б), а по горизонтальной оси — время.
Что можно сказать о форме этих кривых?*

Таблица 2.4. Рост модельной популяции бактерий

Время, единицы, соответствующие 20 мин каждая	*0*	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*
А. Число бактерий											
Б. Lg числа бактерий (с точностью до одного знака после запятой)											
В. Число бактерий, выраженное как 2 в соответствующей степени											

Когда число клеток увеличивается, как видно из заполненной вами табл. 2.4, говорят о **логарифмическом**, **экспоненциальном** или **геометрическом росте**. В этом случае мы получим **экспоненциальный ряд** чисел. Это гораздо легче понять, если посмотреть на строку В в табл. 2.4, где число бактерий выражено в виде числа 2, возведенного в соответствующую степень. Показатель степени можно назвать логарифмом или экспонентной числа 2. Логарифмы, или экспоненты, образуют линейный ряд 0, 1, 2, 3 и т. д., соответствующий числу генераций.

Вернемся к табл. 2.4; вместо чисел, расположенных в строке А, можно записать их логарифмы по основанию 2 следующим образом:

А. Число бактерий	*1*	*2*	*4*	*8*	*16*	*32*	*64*	*128*	*256*	*512*	*1024*
Г. Log_2 числа бактерий	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

Сравните строки В и Г. Однако обычно пользуются десятичными логарифмами (см. строку Б). В этом случае $1 = 10^0$, $2 = 10^{0,3}$, $4 = 10^{0,6}$ и т. д.

Кривая, полученная на основе данных строки А (табл. 2.4.), называется **логарифмической** или **экспоненциальной кривой**. Такую кривую можно преобразовать в прямую, построив график изменения числа клеток во времени. Тогда в идеальных условиях рост бактерий теоретически должен быть экспоненциальным. Сравним эту математическую модель с кривой роста реальной популяции бактерий, изображенной на рис. 2.15. Отчетливо видны четыре фазы роста.

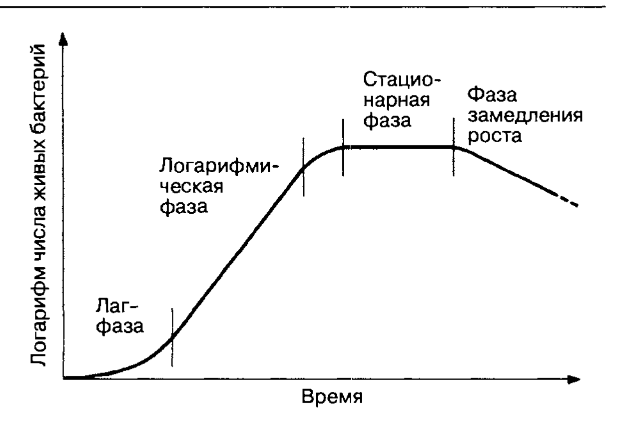


Рис. 2.15. Типичная кривая роста популяции бактерий.

1. Во время **лаг-фазы** бактерии адаптируются к новой среде обитания, и поэтому рост пока еще не достигает максимальной скорости. В этот период у бактерий могут, например, синтезироваться новые ферменты, необходимые для усвоения тех питательных веществ, которые содержатся в новой среде.
2. **Логарифмическая фаза** — это фаза, когда бактерии растут с максимальной скоростью, число клеток увеличивается почти экспоненциально, а кривая роста представляет собой практически прямую.
3. В конце концов рост колонии начинает замедляться, и культура входит в **стационарную фазу**, когда скорость роста равна нулю и когда резко возрастает конкуренция за

Таблица 2.5. Культура бактерий при 30 °С

Время, ч	*Число клеток, млн.*	
	жизнеспособные клетки	*жизнеспособные и мертвые клетки*
0	9	10
1	10	11
2	11	12
5	18	20
10	400	450
12	550	620
15	550	700
20	550	850
30	550	950
35	225	950
45	30	950

пищевые ресурсы. Образование новых клеток замедляется, а затем совсем прекращается. Увеличение числа клеток компенсируется одновременной гибелью других клеток, поэтому число жизнеспособных клеток остается постоянным (табл. 2.5). Переход к этой фазе обусловлен действием нескольких факторов: снижением концентрации питательных веществ в среде, накоплением токсичных продуктов метаболизма, а в случае аэробных бактерий и уменьшением содержания кислорода в среде.

4. Во время последней фазы — **фазы замедления роста** — ускоряется гибель клеток и прекращается их размножение. Способы подсчета клеток описаны в практических занятиях в конце гл. 12.

2.4. Вирусы

2.4.1. Открытие

В 1852 г. русский ботаник Д. И. Ивановский впервые получил инфекционный экстракт из растений табака, пораженных мозаичной болезнью. Когда такой экстракт пропустили через фильтр, задерживающий бактерии, отфильтрованная жидкость все еще сохраняла инфекционные свойства. В 1898 г. голландец Бейеринк придумал новое слово «вирус» (от латинского слова, означающего «яд»), чтобы обозначить этим словом инфекционную природу определенных профильтрованных растительных жидкостей. Хотя удалось достичь значительных успехов в получении высокоочищенных проб вирусов и было установлено, что по химической природе это нуклеопротеины (сложные соединения, состоящие из белков и нуклеиновых кислот), сами частицы все еще оставались неуловимыми и загадочными, потому что они были слишком малы, чтобы их можно было увидеть с помощью светового микроскопа. Именно поэтому вирусы и оказались в числе первых биологических структур, которые были исследованы в электронном микроскопе сразу же после его изобретения в тридцатые годы XX столетия.

2.4.2. Свойства вирусов

Вирусы обладают следующими свойствами.

1. Это мельчайшие живые организмы.
2. Они не имеют клеточного строения.
3. Вирусы способны воспроизводиться, лишь проникнув в живую клетку. Следовательно, все они — **облигатные эндопаразиты**. Иными словами, вирусы могут жить, лишь паразитируя внутри других клеток. Большинство из них вызывает болезни.
4. Вирусы устроены очень просто. Они состоят из небольшой молекулы нуклеиновой кислоты, либо ДНК, либо РНК, окруженной белковой или липопротеиновой оболочкой.
5. Они находятся на границе живого и неживого.
6. Каждый тип вируса способен распознавать и инфицировать лишь определенные типы клеток. Иными словами, вирусы высокоспецифичны в отношении своих хозяев.

Ниже мы рассмотрим эти свойства более подробно.

Размеры

Вирусы — это мельчайшие живые организмы, размеры которых варьируют в пределах от 20 до 300 нм; в среднем они раз в пятьдесят меньше бактерий. Их нельзя увидеть с помощью светового микроскопа, и они проходят через фильтры, не пропускающие бактерий.

Происхождение

Исследователи часто задаются вопросом, живые ли вирусы? Если считать живой любую структуру, обладающую генетическим материалом (ДНК или РНК) и способную к самовоспроизведению, то ответ должен быть утвердительным: да, вирусы — живые. Если же признаком живого считать наличие клеточного строения, то ответ будет отрицательным: вирусы не живые. К этому следует добавить, что вне клетки-хозяина вирусы неспособны к самовоспроизведению.

Для более полного представления о вирусах необходимо знать их происхождение в процессе эволюции. Существует предположение, хотя и недоказанное, что вирусы — это генетический материал, некогда «сбежавший» из прокариотических и эукариотических клеток и сохранивший способность к воспроизведению при возвращении в клеточное окружение. Вне клетки вирусы находятся в совершенно инертном состоянии, однако они обладают набором инструкций (генетическим кодом), необходимых для того, чтобы

вновь проникнуть в клетку и, подчинив ее своим инструкциям, заставить производить много идентичных себе (вирусу) копий. Следовательно, логично предположить, что в процессе эволюции вирусы появились позже клеток.

Строение

Строение вирусов очень простое. Они состоят из следующих структур:

1) **сердцевины** — генетического материала, представленного либо ДНК, либо РНК; ДНК или РНК может быть одноцепочечной или двухцепочечной;
2) **капсида** — защитной белковой оболочки, окружающей сердцевину;
3) **нуклеокапсида** — сложной структуры, образованной сердцевиной и капсидом;
4) **оболочки** — у некоторых вирусов, таких как ВИЧ и вирусы гриппа, имеется дополнительный липопротеиновый слой, происходящий из плазматической мембраны клетки-хозяина;
5) **капсомеров** — идентичных повторяющихся субъединиц, из которых часто бывают построены капсиды.

Общая форма капсида отличается высокой степенью симметрии, обусловливая способность вирусов к кристаллизации. Это дает возможность исследовать их как методом рентгеновской кристаллографии, так и с помощью электронной микроскопии. Как только в клетке-хозяине образуются субъединицы вируса, они сразу же могут путем самосборки объединиться в полную вирусную частицу. Упрощенная схема строения вируса показана на рис. 2.16.

Для структуры капсида характерны определенные типы симметрии, особенно полиэдрическая и спиральная. Полиэдр — это многогранник. Наиболее распространенная полиэдрическая форма у вирусов — икосаэдр, у которого имеется 20 треугольных граней, 12 углов и 30 ребер. На рис. 2.17, *А* мы видим правильный икосаэдр, а на рис. 2.17, *Б* — вирус герпеса, в частице которого 162 капсомера организованы в икосаэдр.

Наглядной иллюстрацией спиральной симметрии может служить показанный на рис. 2.18, *Б* РНК-содержащий вирус табачной мозаики (ВТМ). Капсид этого вируса образован 2130 идентичными белковыми капсомерами. ВТМ был первым вирусом, выделенным в чистом виде. При заражении этим вирусом на листьях



Рис. 2.16. Схематическое изображение вируса в разрезе.

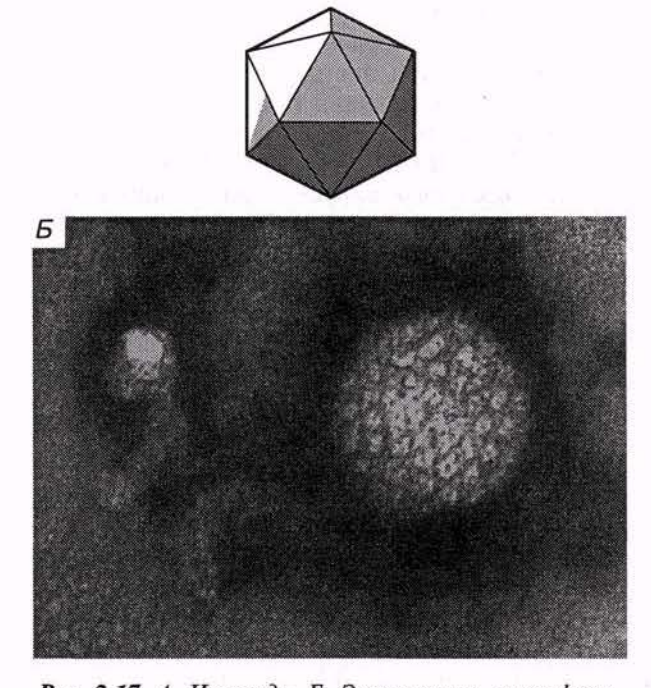


Рис. 2.17. А. Икосаэдр. Б. Электронная микрофотография вируса простого герпеса, полученная методом негативного контрастирования (окрашивается не сам препарат, а его фон). Обратите внимание, насколько отчетливо видны детали строения вируса. Индивидуальные капсомеры просматриваются как раз там, где между ними проник краситель.

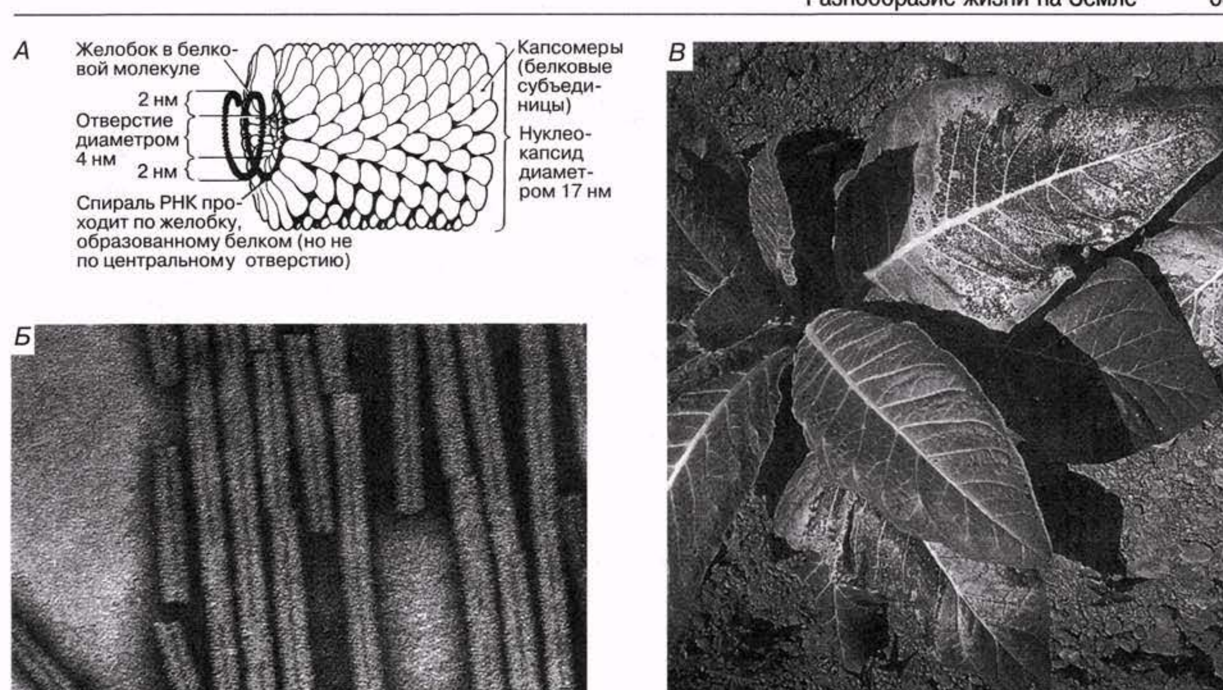


Рис. 2.18. А. Строение вируса табачной мозаики (ВТМ); видна спиральная симметрия капсида. Показана только часть палочковидного вируса. Рисунок построен на основе результатов рентгено-структурного анализа, биохимических данных и электронно-микроскопических исследований. Б. Электронная микрофотография вируса табачной мозаики, полученная методом негативного контрастирования (×800 000). Капсид (оболочка) образован 2130 идентичными белковыми капсомерами. В. Растение табака, инфицированное ВТМ. Обратите внимание на характерные пятна в тех местах, где ткань листа отмирает.

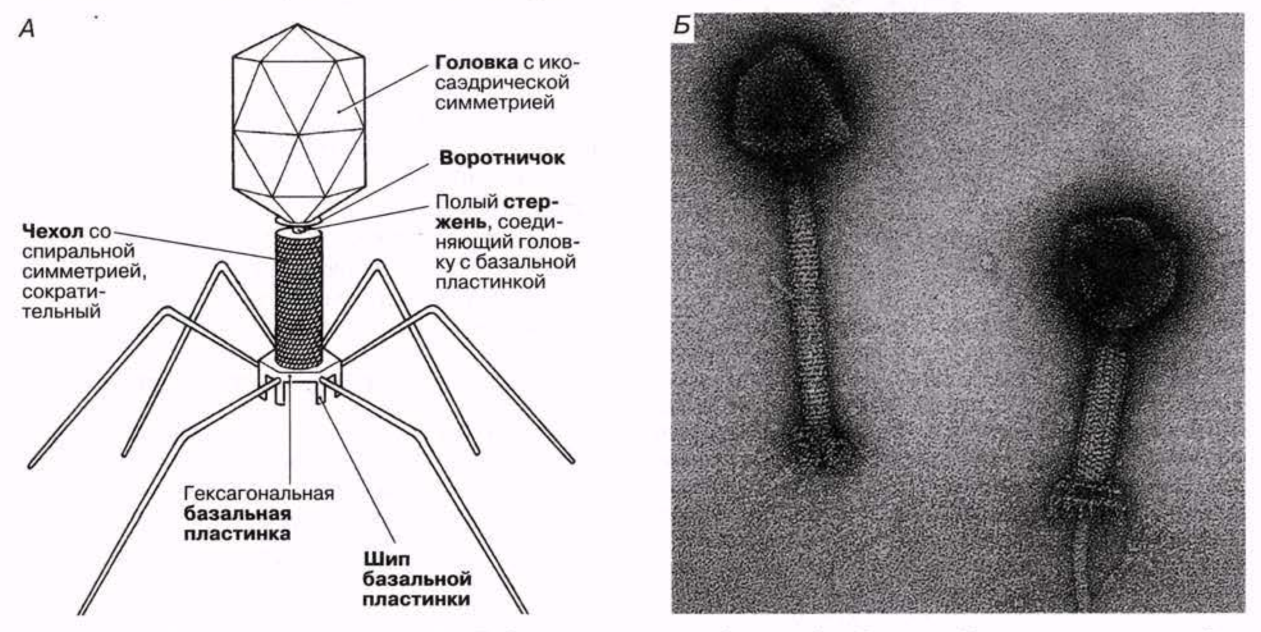
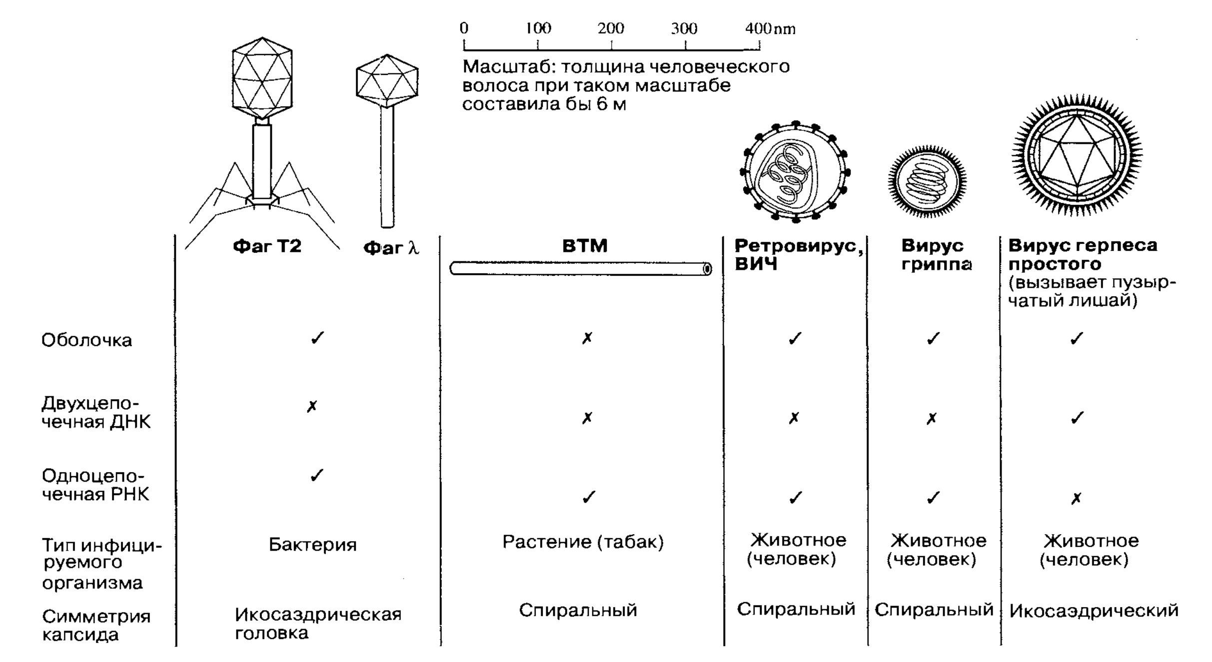


Рис. 2.19. А. Строение бактериофага Т2. Б. Электронная микрофотография бактериофага, полученная методом негативного контрастирования.



	Фаг Т2 Фаг λ	ВТМ	Ретровирус, ВИЧ	Вирус гриппа	Вирус герпеса простого (вызывает пузырчатый лишай)
Оболочка	✓	✗	✓	✓	✓
Двухцепочечная ДНК	✗	✗	✗	✗	✓
Одноцепочечная РНК	✓	✓	✓	✓	✗
Тип инфицируемого организма	Бактерия	Растение (табак)	Животное (человек)	Животное (человек)	Животное (человек)
Симметрия капсида	Икосаэдрическая головка	Спиральный	Спиральный	Спиральный	Икосаэдрический

Рис. 2.20. Несколько упрощенных схематических изображений вирусов, отражающих различие их симметрии и размеров. Фаг Т2 показан с нитями хвостового отростка, которые фаг выпускает перед тем как инфицировать клетку; у фага λ нитей хвостового отростка нет.

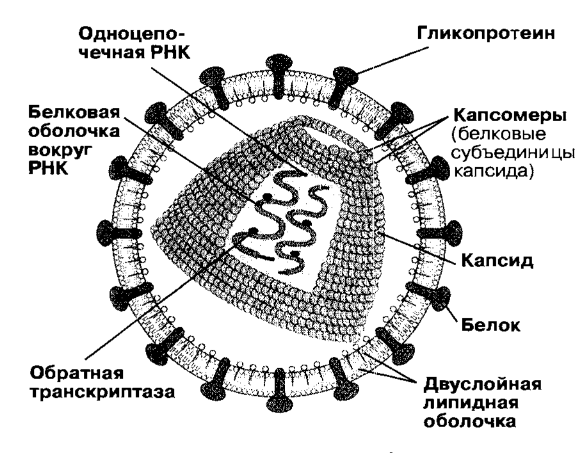


Рис. 2.21. Строение вируса иммунодефицита человека (ВИЧ), относящегося к ретровирусам. Конусовидный капсид состоит из уложенных по спирали капсомеров. Спереди капсид срезан, чтобы были видны две копии РНК-геномов. Под действием фермента, называемого обратной транскриптазой, информация, закодированная в этих одноцепочечных РНК-цепях, транскрибируется в соответствующие двухцепочечные ДНК-нити. Капсид окружен белковой оболочкой, заякоренной в липидном бислое — оболочке, полученной от плазматической мембраны клетки-хозяина. В этой оболочке содержатся встроенные в нее вирусные гликопротеины, которые, специфически связываясь с рецепторами Т-клеток, обеспечивают проникновение вируса в клетку-хозяина.

больного растения появляются желтые крапинки — так называемая мозаика листьев (рис. 2.18, *В*). Вирусы распространяются очень быстро либо механически, когда больные растения или его части приходят в соприкосновение со здоровыми растениям, либо воздушным путем с дымом от сигарет, для изготовления которых были использованы зараженные листья.

Вирусы, атакующие бактерий, образуют группу, называемую **бактериофагами** или просто фагами. У некоторых бактериофагов имеются четко выраженная икосаэдрическая головка и хвост, обладающий спиральной симметрией (рис. 2.19). На рис. 2.20 и 2.21 приводятся схематические изображения некоторых вирусов, иллюстрирующие их относительные размеры и общее строение.

2.4.3. Жизненный цикл бактериофага

Жизненный цикл типичного бактериофага показан на рис. 2.22. *E.coli*, являющаяся типичной клеткой-хозяином, может быть атакована по меньшей мере семью штаммами Т-фагов (от Т1 до Т7). Т-четный фаг (например, Т2-фаг) показан на рис. 2.19, *А* и *Б* и 2.20.

Жизненные циклы большинства фагов в основном схожи. Однако у одних из них жизненный цикл протекает без перерывов; в таком слу-

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ
Белки фага, в том числе ферменты
Двухцепочечная ДНК

Одна молекула двухцепочечной ДНК
Нити хвостового отростка
Поверхность бактериальной клетки

1. Фаг приближается к бактерии, и нити его хвостового отростка связываются с рецепторными участками на поверхности бактериальной клетки

Сократившийся чехол хвостового отростка
Шип базальной пластинки
ДНК

2. Нити хвостового отростка изгибаются и заякоривают шипы и базальную пластинку на клеточной поверхности; чехол хвостового отростка сокращается, проталкивая полый стержень в клетку; этот процесс идет с участием содержащегося в базальной пластинке фермента лизоцима; таким образом ДНК вводится в клетку

7. Лизис клетки, т. е. мембрана клетки разрывается под действием фермента лизоцима; высвобождается около 200—1000 новых фаговых частиц, которые инфицируют новые бактерии

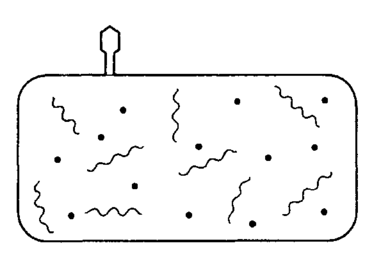
Пустая белковая оболочка
Фаговая ДНК
Фаговый фермент
Бактерия (клетка-хозяин)
ДНК клетки-хозяина (двухцепочечная)

3. В фаговой ДНК закодированы ферменты, для синтеза которых используется белоксинтезирующий аппарат (рибосомы, клеточные ферменты и т. д.) клетки-хозяина

6. Новые фаговые частицы образуются в результате спонтанной самосборки белковой оболочки вокруг фаговой ДНК; фаговая ДНК детерминирует синтез лизоцима

4. Фаг инактивирует ДНК клетки-хозяина, а фаговые ферменты разрушают ее; фаговая ДНК подчиняет себе клеточный аппарат

Стадии 1–7 по времени занимают около 30 мин; этот период называется **латентным периодом**



5. Фаговая ДНК реплицируется, образуя множество своих копий, в каждой из которых закодирован белок, формирующий оболочки для новых фаговых частиц

Рис. 2.22. *Жизненный цикл бактериофага.*

чае говорят о **литическом цикле** развития. У других фагов, таких как фаг лямбда, фаговая ДНК, оказавшись в клетке, встраивается в ДНК клетки-хозяина и никак не проявляется на протяжении многих поколений. При каждом делении клетки фаговая ДНК копируется вместе с клеточной ДНК. Такой неактивный фаг называют **профагом**. Но в какой-то момент профаг вновь активируется: высвобождается из клеточной ДНК и завершает свой жизненный цикл, вызывая гибель клетки-хозяина обычным путем. Такие фаги называют **лизогенизирующими**, а клетку с встроенным в нее профагом — лизогенной.

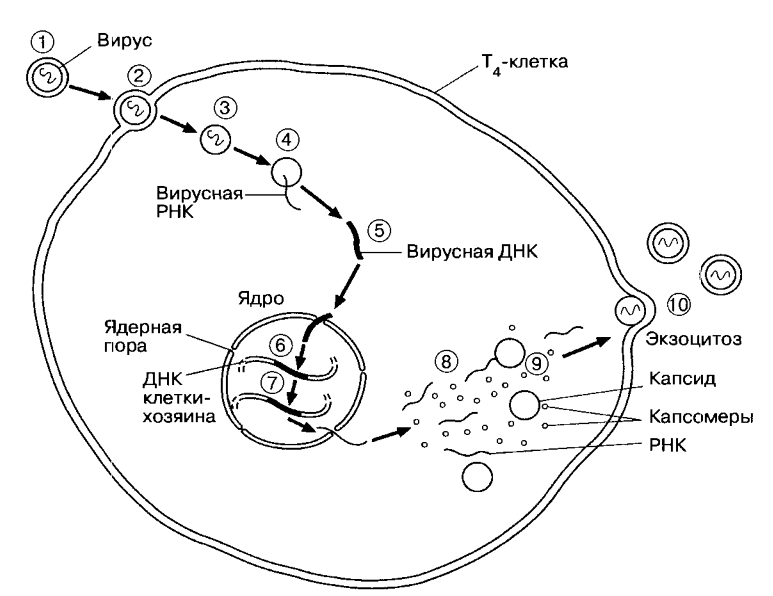
2.4.4. Вирусы как возбудители болезней

Вирусы способны поражать и эукариотические клетки; при этом, как и в случае с прокариотическими клетками, каждый вирус имеет собственного специфического хозяина. ВТМ, например, инфицирует только растения табака. В целом вирусы вызывают множество различных заболеваний у растений, животных и грибов. К вирусным болезням человека относятся корь, краснуха, ветряная оспа, грипп, герпес и СПИД.

Вирусы вызывают много различных болезней у организмов почти всех других видов.

2.4.5. Строение и жизненный цикл ретровируса на примере ВИЧ

Особый интерес среди вирусных болезней вызывает СПИД (синдром приобретенного иммунодефицита человека), поскольку это относительно новая болезнь. Впервые сообщение о ней появилось в США в 1981 г. СПИД вызывается **вирусом иммунодефицита человека**, или сокращенно **ВИЧ**. Интерес к этому вирусу объясняется еще и



1. Вирус приближается к T_4-лимфоциту
2. Вирусный гликопротеин прикрепляется к рецепторному белку, находящемуся на плазматической мембране
3. Вирус проникает в клетку путем эндоцитоза
4. Вирусная РНК высвобождается в цитоплазму вместе с ферментом обратной транскриптазой
5. В результате транскрипции одноцепочечной вирусной РНК при участии обратной транскриптазы образуется двухцепочечная ДНК
6. Образовавшаяся ДНК проникает в клеточное ядро и встраивается в ДНК клетки-хозяина. При каждом клеточном делении одновременно с копированием клеточной ДНК происходит копирование и встроенной вирусной ДНК. В результате число инфицированных клеток увеличивается
7. По истечении неактивного периода, называемого **латентным периодом**, который длится примерно 5 лет, вирус вновь активируется. Факторы, индуцирующие превращение латентного вируса в активный, не установлены
8. С использованием белоксинтезирующего аппарата клетки-хозяина образуется новая РНК (транскрипция) и синтезируются вирусные белки
9. Сборка новых вирусных частиц
10. Вирусные белки отпочковываются от клетки путем экзоцитоза
11. В конечном счете инфицирование клетки вирусом приводит к ее гибели

Рис. 2.23. Жизненный цикл вируса иммунодефицита человека (ВИЧ).

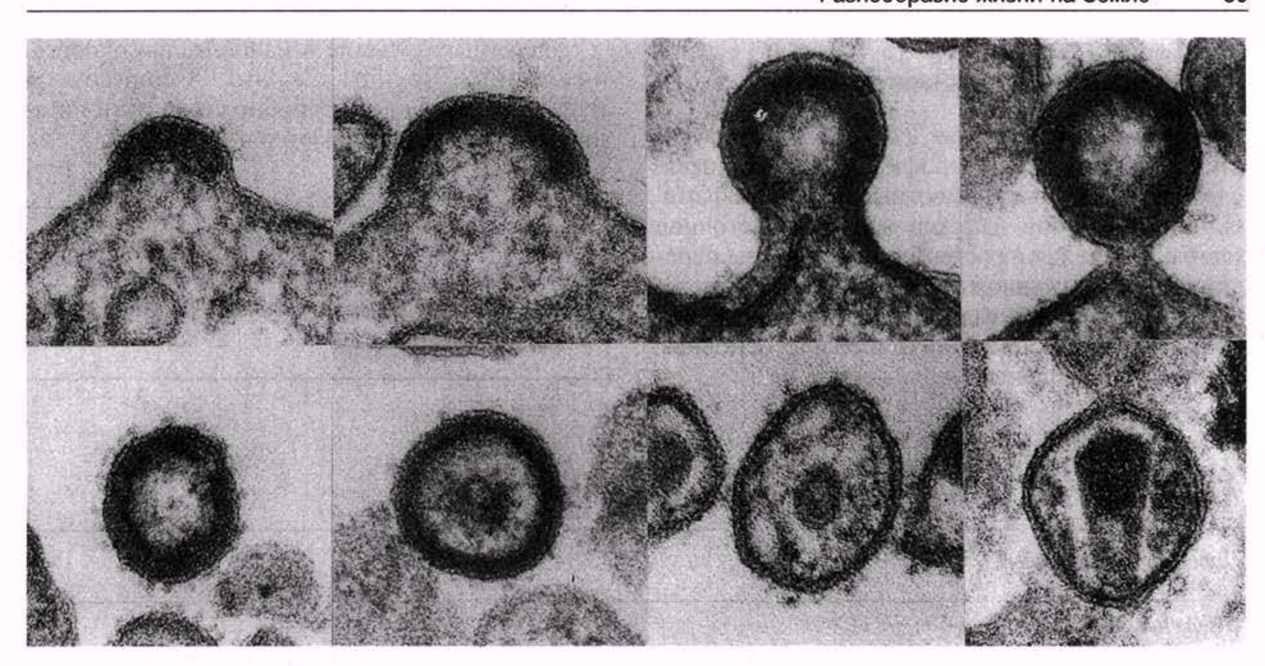


Рис. 2.24. ВИЧ, покидающий инфицированную клетку.

тем обстоятельством, что ВИЧ относится к группе вирусов, получивших название **ретровирусов** — название, отражающее следующую особенность этого вируса. Обычно перенос генетической информации идет в направлении ДНК→ РНК, т. е. информация, закодированная в определенном отрезке ДНК (гене) транскрибируется, т. е. считывается, с образованием соответствующей РНК. У ретровирусов же, у которых наследуемым генетическим материалом служит РНК, происходит обратная транскрипция, т. е. генетическая информация считывается в обратном направлении: от РНК к ДНК. Фермент, участвующий в обратной транскрипции, называется **обратной транскриптазой**. Он широко используется в генетической инженерии (гл. 25).

На рис. 2.21 показано строение ВИЧ, а на рис. 2.23 приведена схема его жизненного цикла (см. также рис. 2.24). ВИЧ инфицирует и разрушает лейкоциты определенной группы, называемые Т-хелперными лимфоцитами, подавляя в результате активность иммунной системы. Вызываемая этим вирусом болезнь (СПИД) рассматривается в гл. 15.

2.5. Царство грибов

Грибы — большая и успешно развивающаяся группа организмов, включающая около 80 000 идентифицированных видов. Размеры их колеблются от одноклеточных дрожжей до больших поганок, дождевиков и рожков. Грибы занимают самые различные местообитания — как в воде, так и на суше. Кроме того, они имеют важное значение и в связи с той ролью, которую играют в биосфере, и в связи с тем, что используются человеком в медицине и в хозяйстве.

К грибам относятся бесчисленные плесени, растущие на сыром органическом материале (на хлебе, коже, разлагающейся растительности или на погибшей рыбе), одноклеточные дрожжи, которые в изобилии появляются на сахаристой поверхности спелых фруктов, а также многие паразиты растений. Последние вызывают такие опасные заболевания посевов, как мучнистая роса, головня и ржавчина. Некоторые грибы паразитируют на животных, но в этом отношении они гораздо менее опасны, чем бактерии.

Наука, изучающая грибы, называется **микологией** (от греч. mykes — гриб). Она представляет собой одну из ветвей микробиологии, поскольку большая часть методик, применяемых при исследовании грибов, например способы стерилизации, культивирования и т. п., практически не отличаются от методик, используемых при изучении бактерий (см. гл. 12).

2.5.1. Систематика и основные признаки грибов

Как уже говорилось в разд. 2.2, грибы — это эукариоты, не имеющие хлорофилла и являющиеся, следовательно, как и животные, гетеротрофами. Однако у грибов имеется жесткая клеточная стенка и они, как и растения, не способны передвигаться. В прошлом грибы относили к растениям, но теперь их выделяют в отдельное царство (рис. 2.4.). Систематика грибов и их основные признаки приведены в табл. 2.6.

Две самые большие и наиболее высокоорганизованные группы — это Ascomycota и Basidiomycota. Более подробно строение и питание грибов рассматриваются ниже.

> ***2.2.** Пользуясь сведениями, приведенными в табл. 2.6, составьте таблицу различий между грибами и типичными растительными клетками.*

Таблица 2.6. Систематика и основные признаки грибов

Царство Fungi (грибы)

Общие признаки

Питание гетеротрофное, так как из-за отсутствия у грибов хлорофилла они не способны к фотосинтезу. Грибы могут быть паразитами, сапротрофами или мутуалистами (симбионтами). Питание осуществляется путем переваривания пищи вне организма и последующего всасывания образующихся питательных веществ; в отличие от животных переваривания пищи внутри организма у грибов не происходит

Жесткая клеточная стенка, содержащая хитин, формирующий фибриллы. Хитин — это азотсодержащий полисахарид, очень близкий по строению к целлюлозе. Как и у целлюлозы, предел прочности на разрыв у хитина очень высокий, что и обусловливает наличие у гиф определенной формы и предотвращает осмотический разрыв клеток

Тело гриба обычно представлено мицелием — сетью тонких трубчатых нитей, называемых гифами. Гифы могут иметь поперечные перегородки (септированные), например у *Penicillium*, или не иметь их (асептированные), например у *Mucor*

Углеводы у грибов запасаются, как правило, в виде гликогена, а не в виде крахмала

Размножаются грибы спорами

Наподвижны

Отдел Zygomycota	*Отдел Ascomycota*	*Отдел Basidiomycota*
Бесполое размножение при помощи конидий или спорангиев, содержащих споры	Бесполое размножение при помощи конидий. Спорангиев нет	Бесполое размножение путем образования спор. Встречается не всегда
Гифы не разделены перегородками; мицелий обширный, хорошо разветвленный	Гифы разделены перегородками	Гифы разделены перегородками
ПРИМЕРЫ: *Rhizopus stolonifer* — обыкновенная хлебная плесень, сапротроф; *Mucor* — обычные плесени, сапротрофы	ПРИМЕРЫ: *Penicillium* и *Aspergillus* — сапротрофные плесени; *Saccharomyces* (дрожжи) — одноклеточные сапротрофы; *Erysiphe* — облигатные паразиты, вызывающие настоящую мучнистую росу, например у ячменя	ПРИМЕРЫ: *Agarucus campestris* — шампиньон обыкновенный, сапротроф

2.5.2. Строение

Строение тела у грибов уникально. Оно состоит из массы тонких ветвящихся трубчатых нитей, называемых **гифами** (в единственном числе — гифа), а вся эта масса гиф в совокупности называется **мицелием**. Каждая гифа окружена тонкой жесткой стенкой, основным компонентом которой является хитин — азотсодержащий полисахарид. Хитин является также структурным компонентом наружного скелета членистоногих (разд. 2.8.6). Гифы не имеют истинного клеточного строения. Протоплазма гиф либо совсем не разделяется, либо разделяется поперечными перегородками, называемыми **септами**. Септы делят содержимое гиф на отдельные отсеки (компартменты), внешне похожие на клетки. В отличие от истинных клеточных стенок образование септ не связано с делением ядер. В центре септы, как правило, остается небольшое отверстие (пора), через которое протоплазма может перетекать из одного компартмента в другой.

В каждом компартменте может находиться одно, два или несколько ядер, которые располагаются вдоль гифы на более или менее одинаковом расстоянии друг от друга. Гифы, имеющие перегородки, называются **членистыми** или **септированными**, как, например, у *Penicillium* (рис. 2.25). Гифы, не имеющие перегородок, называются **нечленистыми**, или **несептированными (асептированными)**, например у *Mucor* (рис. 2.26).

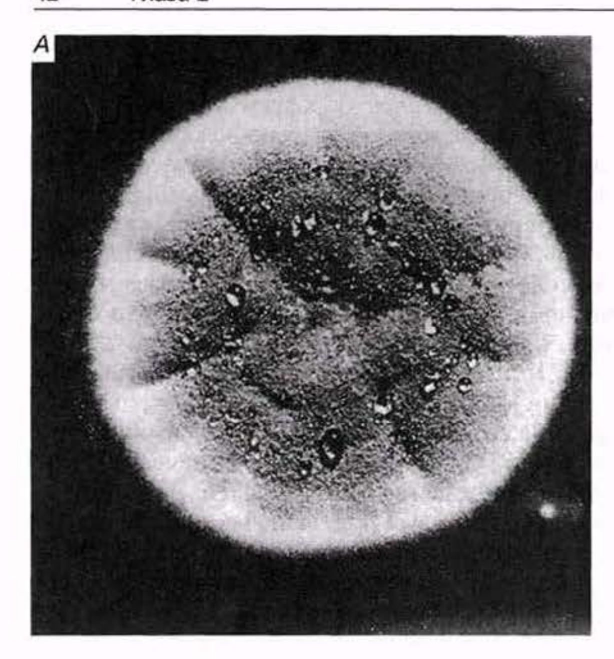
В цитоплазме гиф располагаются обычные для эукариот органеллы: митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, рибосомы и вакуоли. В старых участках мицелия вакуоли крупнее, а цитоплазма занимает лишь небольшое место по периферии. Время от времени гифы агрегируют с образованием более плотных структур — плодовых тел, на которых образуются споры. Дрожжи образуют особую группу в том отношении, что это одноклеточные организмы и поэтому у них нет структур, подобных гифам, например *Saccharomyces* (рис. 2.27).

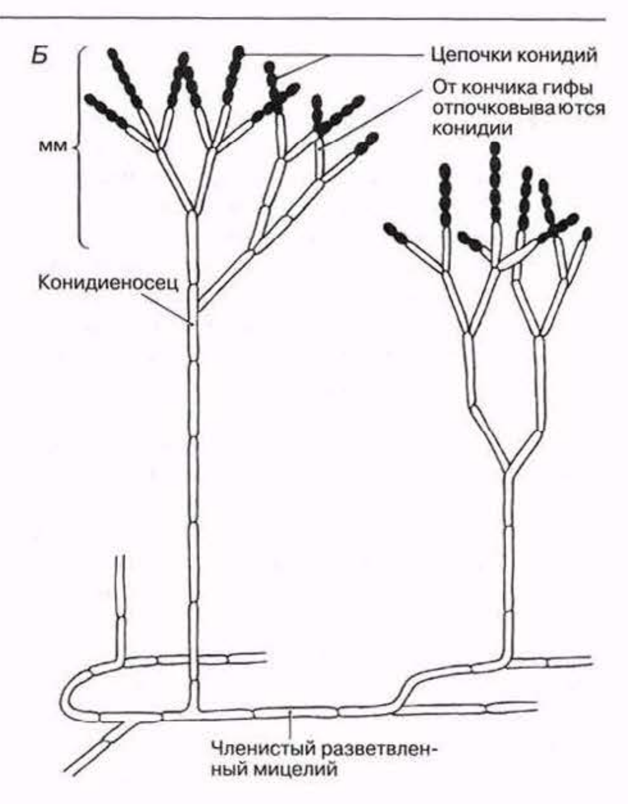
Penicillium, *Mucor* и *Rhizopus* известны как плесени. Это — широко распространенные сапротрофы, т. е. они используют в пищу мертвый органический материал. Они очень удобны для исследования, поскольку легко культивируются и образуют типичные для грибов гифы.

Виды *Penicillium* образуют голубую, зеленую, а иногда желтую плесень на хлебе и гниющих фруктах. Мицелий образует круглые колонии с небольшим диаметром; гифы членистые; характерную окраску колоний обусловливают споры (рис. 2.25, *А*). Размножение у *Penicillium* бесполое — с помощью спор, называемых **конидиями**. Конидии образуются на конце особых гиф, называемых **конидиеносцами** (рис. 2.25, *Б* и *В*). Конидии не заключены в спорангий, напротив, они оголены и свободно рассеиваются по мере созревания. Строение гиф изображено на рис. 2.25, *Г*. Хозяйственное значение *Penicillium* обсуждается в разд. 12.11.1.

Мукор образует род, включающий ряд хорошо известных плесеней. Этот гриб широко распространен в почве, развивается также на хлебе. При культивировании на агаре образует более или менее круглые колонии. Гифы нечленистые и обильно ветвятся (рис. 2.26, *Б*). Споры развиваются в сферических **спорангиях**, расположенных на очень длинных вертикально растущих гифах, называемых **спорангиеносцами** (рис. 2.26, *А* и *Б*). В наиболее зрелой части мицелия, где спорангиеносцев особенно много, они напоминают скопления булавок; именно поэтому представителей *Mucor* часто называют головчатыми плесенями. Спорангии хорошо видны под микроскопом при небольшом увеличении. Мукор растет быстро и может в течении трех дней при 20 °С разрастись по всей чашке Петри. Внутренняя полость гиф имеет типичное для эукариот строение, как и у *Penicillium* (рис. 2.25, *Г*), с той лишь разницей, что у мукора гифы не имеют перегородок. *Rhizopus* очень похож на *Mucor*. Некоторые гифы, называемые **столонами**, имеют несколько изогнутую форму. На конце столонов образуются пучки коротких гиф, напоминающих корни. У *Rhizopus* из одного и того же места вырастают два или более спорангиеносцев в отличие от *Mucor*, спорангиеносцы которого растут по отдельности.

***2.3.** Для чего нужны спорангиеносцы?*





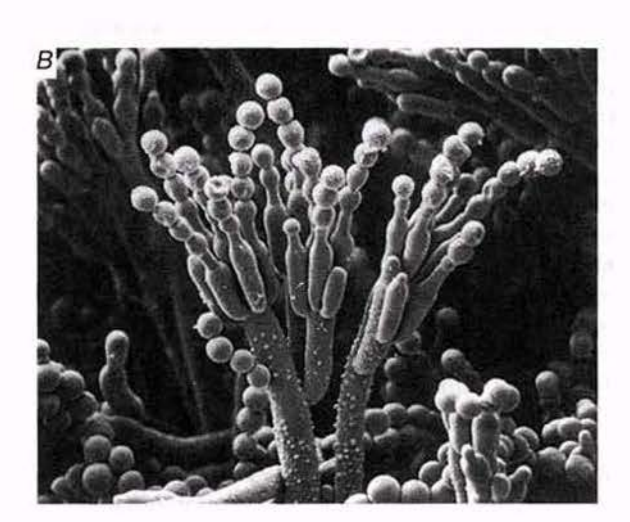
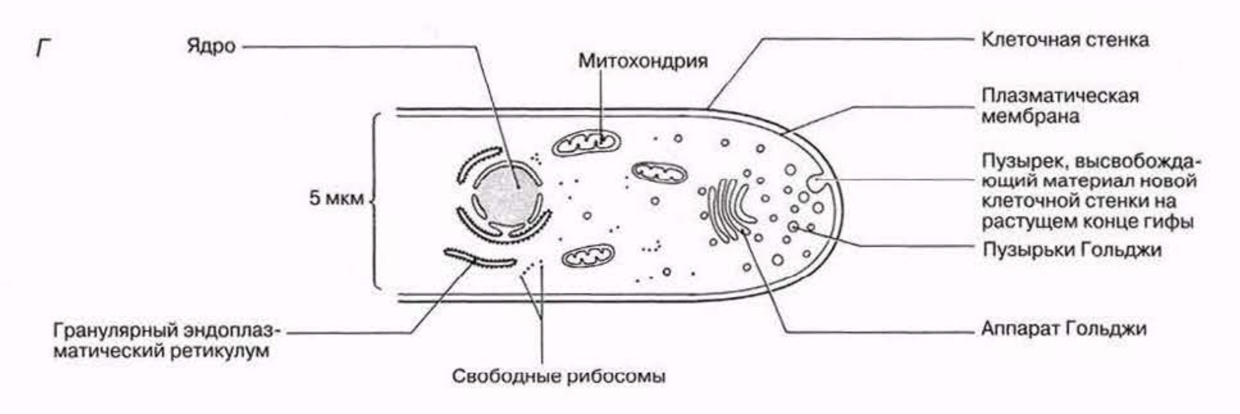
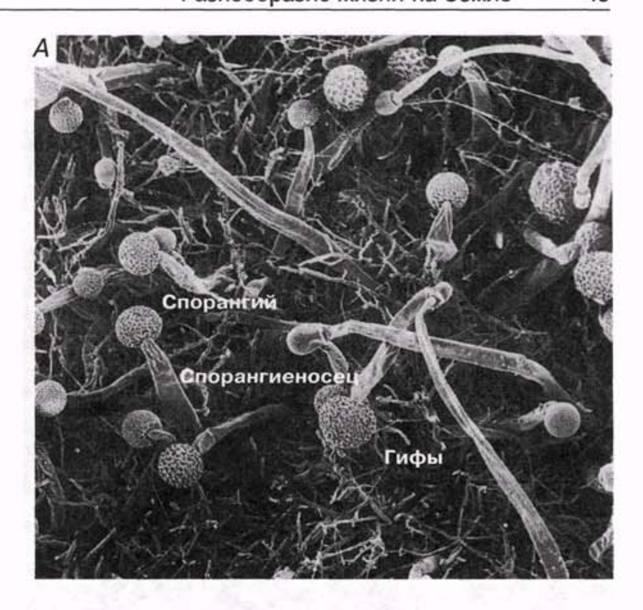


Рис. 2.25. А. Penicillium, растущий на питательном агаре в чашке Петри. Как правило, он образует относительно небольшие круглые колонии. На периферии колония, образованная более молодым мицелием, имеет белый цвет, тогда как зрелая центральная часть, там где уже образовались споры, более темная. Б. Бесполое размножение у Penicillium. Конидии собраны в характерные структуры, напоминающие по виду кисточки. В. Микрофотография конидиеносца и конидий, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Г. Схема продольного разреза гифы, на которой изображены содержащиеся в ней ультраструктуры.



Дрожжи являются одноклеточными сапротрофными грибами. Они широко распространены в природе. Особенно часто они встречаются на сахаристых поверхностях плодов. Дрожжи, например, образуют сахаристый налет на винограде. Сбраживание (анаэробное дыхание) сахаров дрожжами приводит к образованию спирта — факт, используемый человеком в течение тысячелетий и лежащий в основе винодельческой и пивоваренной промышленности. В благоприятных условиях дрожжи быстро размножаются почкованием (форма бесполого размножения (рис. 2.27, *А*). По своему внутреннему строению дрожжевые клетки ничем не отличаются от обычных эукариот (рис. 2.27, *Б* и *В*).



Б

Споры, обнажающиеся при растрескивании спорангия

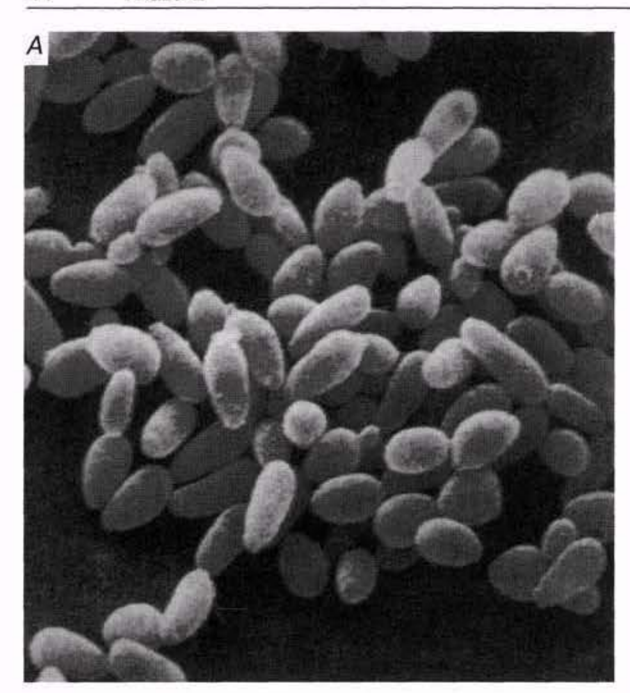
Спорангий — черный, когда он созреет, бесцветный (белый), когда еще недозрел; споры образуются для бесполого размножения

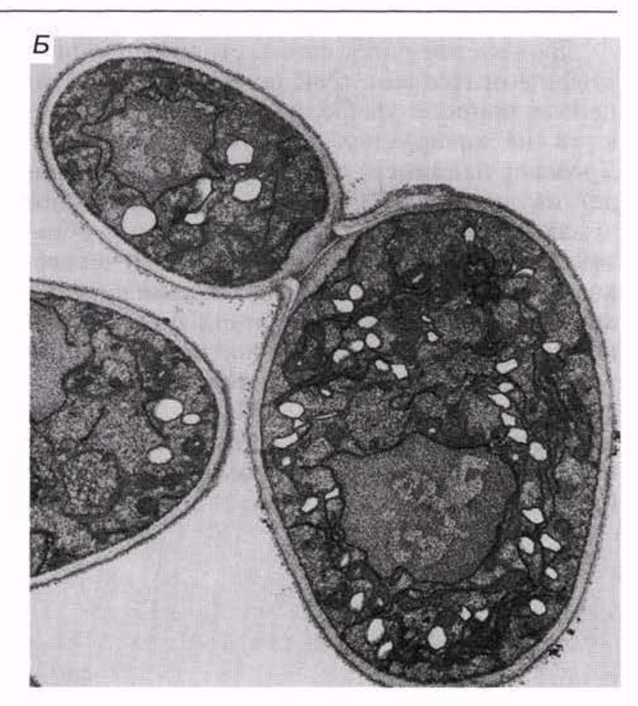
Спорангиеносец — вертикально растущая гифа, несущая спорангий

Ветвящиеся нечленистые **гифы**, образующие большой белый **мицелий**

100 нм

Рис. 2.26. А. Микрофотография части мицелия Mucor hiemalis, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Хорошо видны спорангии (×85). Б. Схематическое изображение мицелия Mucor в том виде, в каком он выглядит в световом микроскопе при малом увеличении.





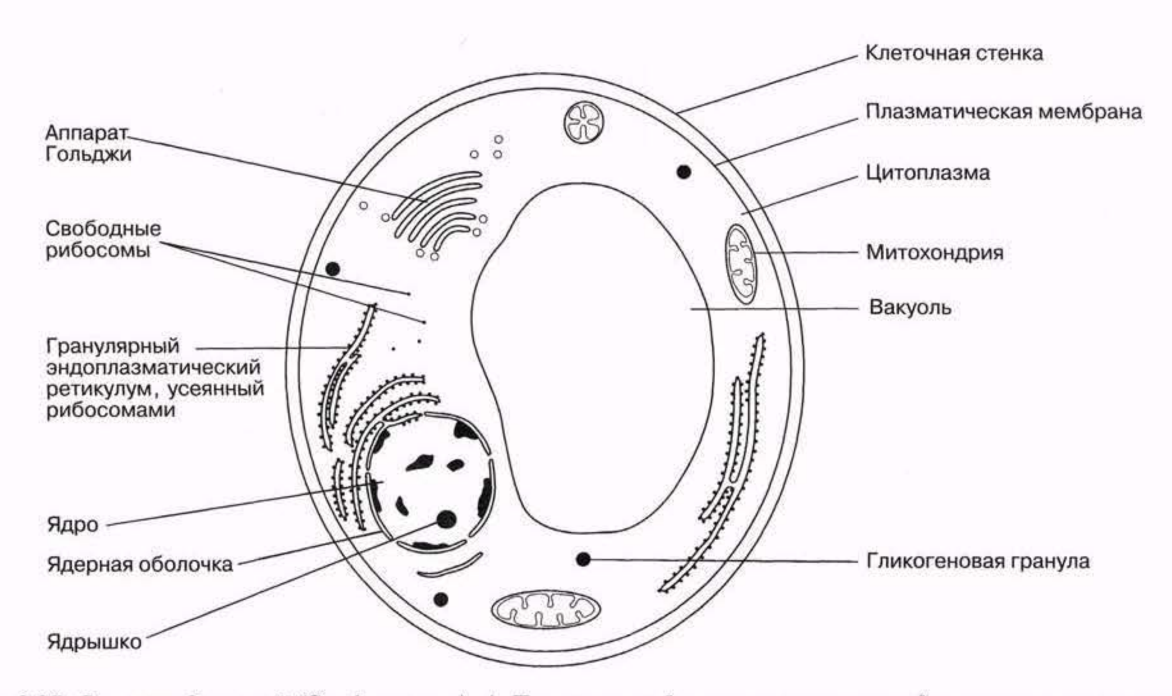


Рис. 2.27. Строение дрожжей (Saccharomyces). А. Почкующиеся дрожжевые клетки; вид в световом микроскопе (×400). Б. Вид дрожжевой клетки в просвечивающем электронном микроскопе (×10 000). В. Схематическое изображение ультраструктуры дрожжевой клетки, выявленной с помощью электронного микроскопа.

2.5.3. Питание

Грибы — гетеротрофы, т. е. им необходим органический источник углерода. Кроме того, им необходимы также источники азота (обычно органические, например аминокислоты), неорганические ионы (такие как K^+ и Mg^{2+}), микроэлементы (такие как Fe, Zn и Cu) и органические факторы роста (такие как витамины). Различным грибам требуется строго определенный набор питательных веществ, поэтому различны и те субстраты, на которых можно эти грибы найти. Питание у грибов происходит путем поглощения питательных веществ непосредственно из среды — в отличие от животных, которые, как правило, сначала заглатывают пищу, а затем переваривают ее уже внутри тела; лишь после этого происходит всасывание питательных веществ. При необходимости грибы способны осуществлять внешнее переваривание пищи. В этом случае из тела гриба на пищу выделяются ферменты.

По способу питания грибы подразделяются на сапротрофов, паразитов и мутуалистов. В этом отношении они подобны большинству бактерий.

Сапротрофы

Сапротрофами называются организмы, извлекающие питательные вещества из мертвого органического материала. Грибы, относящиеся к сапротрофам, образуют целый ряд пищеварительных ферментов. Если сапротроф способен секретировать пищеварительные ферменты трех основных классов, а именно 1) ферменты, расщепляющие углеводы, например амилазы (расщепляют крахмал, гликоген и родственные полисахариды), 2) липазы (расщепляют липиды) и 3) протеиназы (расщепляют белки), то он может использовать самые различные субстраты. Виды *Penicillium* образуют зеленые и голубые плесени на таких субстратах, как почва, сырая кожа, хлеб и гниющие фрукты.

Гифы сапротрофных грибов обычно обладают положительным хемотропизмом. Иными словами, они растут в направлении определенных субстратов, реагируя на вещества диффундирующие из этих субстратов.

Грибы-сапротрофы обычно образуют большое количество легких устойчивых спор. Это позволяет им легко распространяться на другие источники питания. Примерами таких грибов могут служить *Mucor*, *Rhizopus* и *Penicillium*.

Сапротрофные грибы и бактерии образуют вместе группу редуцентов, играющих важную роль в круговороте биогенных элементов в природе. Особенно важную роль играют те немногие грибы, которые секретируют целлюлазу и лигназу, расщепляющие соответственно целлюлозу и лигнин. Поскольку целлюлоза и лигнин (сложные соединения, обнаруживаемые главным образом в древесине) служат важными структурными элементами клеточных стенок растений, гниение древесины и других растительных остатков происходит отчасти в результате деятельности редуцентов, секретирующих целлюлазу и лигназу.

Некоторые грибы-сапротрофы имеют важное хозяйственное значение. Это, в частности, *Saccharomyces* (дрожжи), используемые в пивоварении и хлебопечении, и *Penicillium* (разд. 12.11.1), используемый в медицине.

Паразиты

Грибы-паразиты могут быть факультативными или облигатными (разд. 2.3.4), причем на растениях они паразитируют чаще, чем на животных. Облигатные паразиты, как правило, не вызывают гибели своих хозяев, тогда как факультативные паразиты делают это часто и потом живут на мертвых остатках как сапротрофы. К облигатным паразитам относятся настоящие мучнисторосяные, ложные мучнисторосяные, ржавчинные и головневые грибы. Эти грибы паразитируют главным образом на злаковых культурах, но поражают также и многие другие сельскохозяйственные зерновые растения.

Как только гифы оказываются внутри растения, они, как правило, начинают расти, распространяясь между клетками. Факультативные паразиты обычно продуцируют ферменты, называемые пектиназами, которые, переваривая срединную пластинку между клетками, вызывают мягкую гниль ткани, превращая ее в «кашу». Затем с помощью целлюлазы, переваривающей клеточные стенки, они инвазируют клетки и убивают их. Содержимое клетки либо поглощается сразу, либо сначала переваривается секретируемыми грибом ферментами, а затем уже всасывается. Таким путем, в частности, происходит поражение растений грибами *Pythium* (возбудитель «вымокания» проростков) и *Phytophtora* (возбудитель картофельной гнили), относящимися к отделу Oomycota, который, согласно современным представлениям,

является предком грибов и входит в царство Protoctista (разд. 2.6.2).

Примером факультативного паразита, инфицирующего человека, служат дрожжи *Candida albicans*. Это нормальная и, как правило, безвредная часть кишечной микрофлоры человека, обнаруживаемая примерно у 5% взрослого населения. Однако, если природный баланс между микроорганизмами, обитающими на поверхности нашего тела или внутри него, нарушается, в частности в результате использования антибиотиков или длительного приема стероидных препаратов (побочное действие которых приводит к подавлению иммунной системы), рост дрожжей может выйти из под контроля и тогда они становятся патогенными, вызывая болезнь, называемую «молочницей» (кандидоз). Поскольку гриб этот размножается во влажной среде, он может поражать ротовую полость (стоматит) и влагалище. В последнем случае усиливаются влагалищные выделения, а также появляются зуд и болезненность при мочеиспускании. Это очень распространенная, хотя и неопасная болезнь, поддающаяся действию противогрибковых препаратов.

Мутуализм (симбиоз)

Грибы участвуют в создании двух очень важных типов симбиотического союза — лишайников и микоризы. Лишайники — это симбиотическая ассоциация гриба и водоросли — зеленой или сине-зеленой (цианобактерии). Лишайники обычно поселяются на обнаженных скалах или на стволах деревьев; в сырых лесах они еще и свешиваются с деревьев. Полагают, что водоросль снабжает гриб органическими продуктами фотосинтеза, а гриб, будучи защищен от действия сильных солнечных лучей, способен поглощать воду и минеральные соли. Гриб, кроме того, может запасать воду, что позволяет лишайникам расти в таких условиях, где не могут существовать никакие другие растения.

Микориза представляет собой ассоциацию гриба и корней растения. Гриб поглощает минеральные соли и воду, снабжая ими дерево, а взамен получает органические продукты фотосинтеза. Более подробно микориза рассматривается в разд. 7.10.2.

2.6. Царство Protoctista

От греч. protos — самый первый; ktistos — основать, устанавливать

2.6.1. Систематика и свойства протоктистов

В разд. 2.2. уже отмечалось, что среди царств в систематике Маргелиса и Шварца (рис. 2.4) Protoctista, возможно, является самой спорной группой, поскольку естественные связи между входящими в нее организмами очень слабы. По сути в эту группу собраны все эукариотические организмы, не укладывающиеся по строгим критериям ни в одно из эукариотических царств. Многие из протоктистов — одноклеточные организмы.

В царство Protoctista входят эукариоты, которые обычно считаются идентичными или подобными предкам современных растений, животных и грибов (рис. 2.28). Сюда же относятся и организмы, напоминающие ранние растения, (водоросли), ранних животных (простейшие) и ранние грибы (Oomycota). Кроме того, это царство включает и группу, известную как слизевики, которые подобно грибам образуют споры, но при этом способны «ползти» по поверхности, т. е. подобно животным они подвижны. Самые ранние эукариоты были, вероятно, одноклеточными организмами, передвигавшимися с помощью жгутиков.

Протоктисты самая притягательная группа для тех, кто интересуется эволюцией, поскольку эти организмы служат звеном между прокариотами и более современными эукариотами, такими как растения и животные. В шестидесятые годы XX в., например, было обнаружено, что митохондрии — эти силовые станции клеток, вырабатывающие энергию в процессе аэробного дыхания, — содержат собственные ДНК и рибосомы, напоминающие ДНК и рибосомы прокариот. В результате изучения последовательности оснований в митохондриальной ДНК были получены весьма убедительные доводы в пользу того, что прежде митохондрии были аэробными бактериями (прокариотами), поселившимися некогда в предковой эукариотической клетке и «научившимися» симбиотически жить в ней. Теперь митохондрии имеются во всех эукариотических клетках и «вести» независимую жизнь они уже не способны.

Подобно митохондриям, хлоропласты — содержащие хлорофилл органеллы, — в которых происходит фотосинтез, также имеют свои соб-

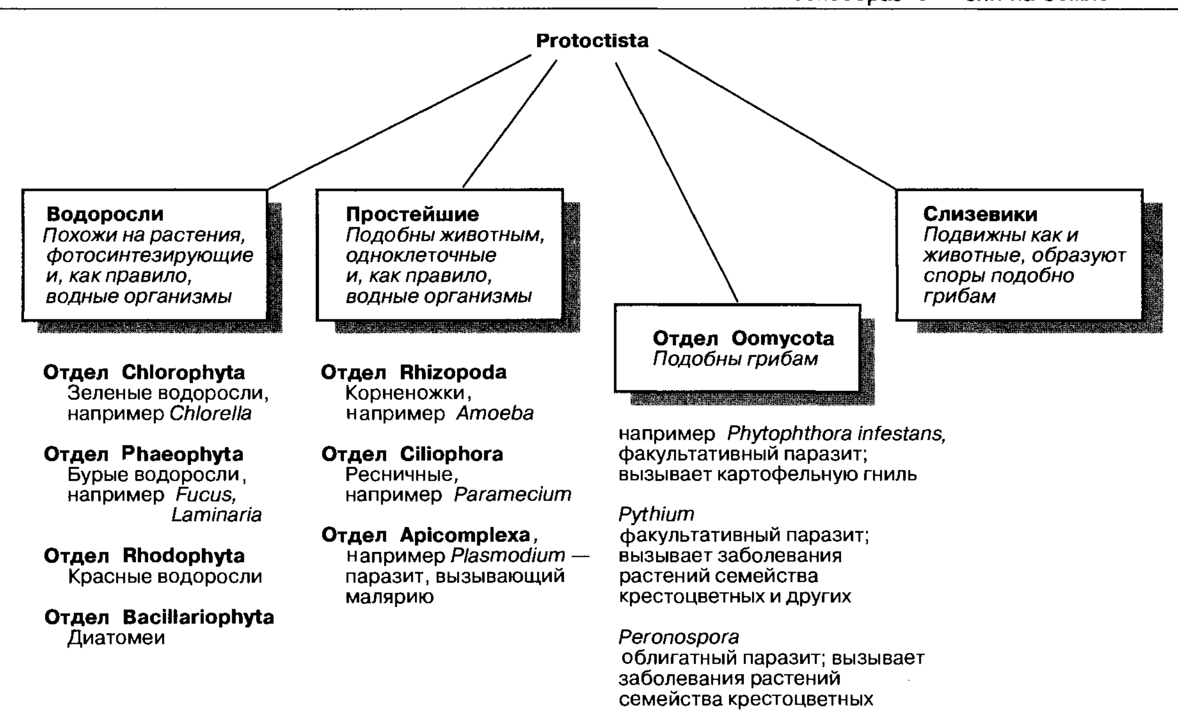


Рис. 2.28. Основные группы Protoctista и некоторые примеры отделов и родов, входящих в эти группы. Приведены не все группы, или отделы.

ственные прокариотические ДНК и рибосомы. По-видимому, хлоропласты произошли от фотосинтезирующих бактерий, поселившихся в свое время в подобных животным гетеротрофных клетках, превратив их в автотрофные водоросли. Точно так же, вполне возможно, что красные водоросли произошли от сине-зеленых бактерий (цианобактерий), а зеленые водоросли — от зеленых бактерий, известных как прохлорофиты.

Теория, согласно которой митохондрии и хлоропласты являются потомками симбиотических бактерий, получила название **эндосимбиотической теории**. Эндосимбионт — это организм, симбиотически живущий *внутри* (endo-) другого организма.

2.6.2. Отдел Oomycota

Оомицеты (Oomycota) — близкие родичи грибов и схожи с ними по своему строению, однако, согласно современным представлениям, это более древняя группа. Опорным материалом клеточной стенки у оомицет служит целлюлоза, а не хитин, как у грибов. Гифы у них не разделены перегородками (нечленистые). К оомицетам относится целый ряд патогенных грибов, включая возбудителя ложной мучнистой росы — мильдью. В качестве примера рассмотрим один из таких паразитических грибов — *Phytophthora infestans*, который обычно считают облигатным паразитом. Для сравнения рассмотрим и другой облигатный паразит — *Peronospora*. И, наконец, в качестве типичного факультативного паразита рассмотрим *Pythium*. К облигатным паразитам относятся организмы, способные выживать и развиваться исключительно на живых клетках, в отличие от факультативных паразитов, которые обычно вызывают гибель своих хозяев, а потом живут сапротрофно на мертвых остатках.

Phytophthora infestans

Phytophthora infestans — патогенный гриб, имеющий важное хозяйственное значение, так как он паразитирует на картофеле и опустошает поля, вызывая очень опасное заболевание, известное под названием «картофельная гниль». *P. infestans* не способна расти независимо от своего хозяина, напоминая в этом отношении облигатных паразитов. По своему строению и способу инфицирования фитофтора похожа на *Peronospora* — еще одного представителя Oomycota, являющегося

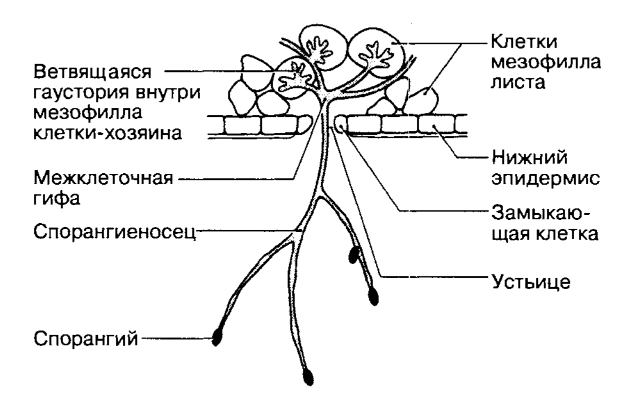


Рис. 2.29. Phytophthora infestans, растущая в листе больного картофеля; на нижней поверхности листа видны свешивающиеся спорангиеносцы.

возбудителем довольно распространенного, хотя и менее опасного заболевания желтофиоли, капусты и многих других членов семейства крестоцветных (Crucifera).

Мицелий фитофторы, перезимовав в клубнях картофеля, весной начинает расти на листьях растения, где обычно в августе появляются первые видимые признаки гнили.

Мицелий, состоящий из разветвленных нечленистых гиф, распространяется по межклеточным пространствам внутри листьев, образуя ветвящиеся **гаустории**, которые, проникая в клетки мезофилла, высасывают из них питательные вещества (рис. 2.29). Гаустории — типичные для облигатных паразитов образования специализированы для проникновения и всасывания. Каждая из гаусторий представляет собой видоизмененный вырост гифы, обладающий большой поверхностью. Такие выросты (гаустории) проникают в клетки, не разрушая плазматические мембраны и не убивая клетки. В теплой и влажной среде мицелий образует **спорангиеносцы**, выступающие из нижней стороны листа через устьица или раны. Спорангиеносцы ветвятся, давая начало **спорангиям** (рис. 2.29). В теплой среде спорангии могут вести себя как споры, т. е. переноситься ветром или с брызгами от капель дождя на другие растения, распространяя таким образом инфекцию. Затем из спорангия вырастает гифа, которая проникает через устьица, чечевички или повреждения внутрь ткани растения. В холодных условиях содержимое спорангия делится с образованием подвижных зооспор (этот признак характерен для примитивных организмов), которые высвобождаются из спорангия и плавают в тонком слое жидкости, адсорбированной на поверхности листа. Зооспоры могут инцистироваться и в таком состоянии дожидаться, пока условия не станут более благоприятными для роста гиф; тогда-то и начинается заражение новых растений.

У больных растений на отдельных листьях видны небольшие мертвые, «гнилые» зоны коричневого цвета. Если присмотреться повнимательнее, то на нижней поверхности зараженных листьев вокруг мертвой зоны можно разглядеть бахрому из белых спорангиеносцев. При теплой сырой погоде зоны некроза быстро распространяются по всей поверхности листа и переходят на стебель. Некоторые спорангии падают на землю и заражают клубни картофеля, при этом инфекция распространяется очень быстро и вызывает своего рода сухую гниль, при которой ткань клубня приобретает ржаво-коричневую окраску, неравномерно распространяющуюся от периферии к его центру.

Сначала корневая шейка, а затем и все остальные части растения превращаются в гнилую жижу, так как зоны некроза вторично инфицируются сапротрофными бактериями-редуцентами. Таким образом, фитофтора совсем убивает растение, что отличает ее от ближайшего родича — *Peronospora*, являющегося облигатным паразитом. В этом отношении *Phytophthora* не похожа на типичного облигатного паразита, и иногда ее относят к факультативным паразитам, хотя здесь, пожалуй, не стоит особо останавливаться на таких нюансах.

Фитофтора, как правило, зимует в состоянии спящего мицелия внутри слегка инфицированных клубней картофеля. Считается, что в отличие от *Peronospora* этот гриб редко размножается половым путем, если, конечно, не говорить о тех местах (Мексике, Центральной и Южной Америке), откуда произошел картофель. Половое размножение гриба можно индуцировать в лабораторных условиях. Как и *Peronospora*, фитофтора образует устойчивые покоящиеся споры. Толстостенная спора образуется в результате слияния антеридия (мужской репродуктивный орган) и оогония (женский репродуктивный орган). Такая спора может перезимовать в почве и на следующий год вызвать новую инфекцию.

В прошлом эпидемии, вызываемые фитофторой, приводили к очень серьезным последствиям. Полагают, что болезнь случайно завезли в Европу из Америки в конце тридцатых годов

XIX в. В результате по Европе прокатилась целая волна эпидемий, которые в 1845 г. и в последующие годы полностью уничтожили посевы картофеля в Ирландии. Наступил голод, который привел к гибели многих людей, оказавшихся жертвами не только самой болезни картофеля, но и сложных политических и экономических последствий. В результате многие ирландские семьи были вынуждены эмигрировать в Северную Америку.

Эта болезнь представляет интерес и в том отношении, что в 1845 г. Беркли (Berkeley) впервые показал ее микробную природу. Беркли продемонстрировал, что гриб, связанный с картофельной гнилью, сам вызывает болезнь, а не является побочным продуктом разложения.

Выяснение жизненного цикла возбудителя картофельной гнили привело к разработке методов борьбы с этой болезнью. Ниже перечислены эти методы.

1. Необходимо тщательно следить за тем, чтобы не был высажен ни один зараженный клубень.
2. Поскольку гриб может сохраняться в почве почти целый год, не следует сажать картофель там, где было обнаружено это заболевание в предыдущем году. В этом случае целесообразны правильные севообороты.
3. Все больные части растений следует уничтожить еще до выкапывания клубней, например сжечь их или опрыскать каким-либо едким раствором, таким как серная кислота. Это необходимо потому, что гнилая ботва (т. е. стебли) и другие надземные части могут заразить и клубни.
4. Поскольку этот гриб может зимовать в невыкопанных клубнях, необходимо тщательно следить, чтобы на зараженных полях не оставалось ни одного клубня.
5. Гриб можно уничтожать медьсодержащими фунгицидами, например бордоской жидкостью. Опрыскивание следует проводить в строго определенное время, чтобы успеть предупредить заболевание, так как пораженное растение уже ничто не спасет. Растения обычно опрыскивают через каждые две недели, начиная с того момента, когда они вырастут до нескольких сантиметров в высоту, и до тех пор, пока они полностью не созреют. Клубни, отобранные для последующего посева, можно простерилизовать снаружи, погрузив их в разбавленный раствор хлористой ртути(II).
6. Постоянное наблюдение за метеорологическими условиями и раннее оповещение фермеров могут помочь определить, когда следует опрыскивать посевы.
7. Одно время проводили селекцию картофеля на устойчивость к гнили. Как известно, дикий картофель *Solanum demissum* обладает высокой устойчивостью к фитофторе, поэтому его использовали в опытах по селекции. Самое большое препятствие для получения нужного иммунитета заключается в том, что существует много штаммов этого гриба, и до сих пор не удалось вывести ни одного сорта картофеля, который был бы устойчив ко всем штаммам. По мере введения в культуру новых сортов картофеля могут появляться и новые штаммы этого гриба. Указанная проблема давно знакома фитопатологам; она лишний раз напоминает нам о необходимости сохранения генофонда диких предков наших современных сельскохозяйственных культур как источника генов устойчивости к различного рода заболеваниям.

Pythium

В отличие от фитофторы *Pythium* — относительно неспециализированный паразит, поражающий большое число различных растений и вызывающий мягкую гниль. *Pythium* вызывает «вымокание» проростков. Ему необходима влажная среда, поскольку при бесполом размножении он образует плавающие споры. Гриб этот может расти как на живом растении, так и на мертвых остатках, следовательно, это факультативный паразит. Он может жить и сапротрофно в сырой почве. *Pythium* выделяет во внешнюю среду ферменты, что дает ему возможность быстро атаковать и убивать хозяина. Первыми из ферментов образуются пектиназы, которые, диффундируя впереди растущего гриба, растворяют пектин срединной пластинки, удерживающей клетки вместе. В результате ткани растения превращаются в кашу (мягкая гниль) и растение погибает. Позднее образуются другие ферменты, которые переваривают содержимое растительных клеток. Однако гаустории у *Pythium* в отличие от фитофторы не образуются. Продукты переваривания поглощаются гифами, растущими между клетками.

Вымокание обусловлено разрушением первых проростков по мере их появления над поверхностью почвы. Первые водянистые пятна на стебле появляются на уровне почвы. Когда они темнеют, стебель погибает. Вымокание проростков может создавать серьезную проблему в садоводстве, лесоводстве и в сельском хозяйстве. Наиболее чувствительны к этому заболеванию представители семейства крестоцветных, особенно когда проростки растут очень густо.

2.6.3. Водоросли

Водоросли образуют огромную группу протоктистов, имеющих большое биологическое значение и очень важных для человека. У них нет ни одного диагностического признака. Вероятнее всего, что это фотосинтезирующие эукариоты, которые эволюционировали в водной среде и в ней остались. Некоторые водоросли вышли из воды и успешно приспособились к жизни на суше, но в отличие от растений доля наземных водорослей ничтожна по сравнению с океаническими и пресноводными формами. Тело водорослей не разделяется на стебель, корни и листья. Такое относительно недифференцированное тело называют **талломом**.

Водоросли образуют ряд четко выраженных естественных групп, различающихся главным образом своими фотосинтетическими пигментами. В современной классификации эти группы получили статус отделов. На рис. 2.28 приводятся только четыре отдела водорослей. Характерные особенности водорослей в целом, а также двух из основных отделов описаны в табл. 2.7. Два представителя водорослей, а именно *Chlorella* (отдел Chlorophyta) и *Fucus* (отдел Phaeophyta) рассматриваются ниже более подробно.

Таблица 2.7. Систематика и основные признаки двух из главных групп водорослей

Водоросли

Общие признаки

Почти все виды приспособлены к существованию в водной среде

Большое разнообразие размеров и форм, включая одноклеточные, нитчатые, колониальные и талломовидные формы. Таллом представляет собой тело водоросли, которое не дифференцировано на истинные корни, стебли и листья и лишено истинной проводящей системы (ксилемы и флоэмы)

Часто водоросли имеют плоскую форму

Фотосинтезирующие, эукариотические организмы

Отдел Chlorophyta (зеленые водоросли)	*Отдел Phaeophyta (бурые водоросли)*
Главный фотосинтетический пигмент — хлорофилл, поэтому они имеют зеленый цвет. Содержат хлорофиллы *a* и *b* (как у растений)	* Основной фотосинтетический пигмент имеет коричневый цвет и называется фукоксантином. Содержат хлорофиллы *a* и *c*
Запасают углеводы в виде нерастворимого крахмала	* Запасают углеводы в виде растворимого ламинарина и маннитола. Запасают также жиры
В основном пресноводные виды	Почти все виды морские (всего три пресноводных рода)
Большое разнообразие типов, например одноклеточные, нитчатые, колониальные, талломовидные	Нитчатые или талломовидные, часто крупные
ПРИМЕРЫ: Хлорелла (*Chlorella*) — одноклеточная неподвижная водоросль	ПРИМЕРЫ: Фукус (*Fucus*) — талломовидная морская водоросль
Хламидомонада (*Chlamydomonas*) — одноклеточная подвижная водоросль	Ламинария (*Laminaria*) — крупная талломовидная морская бурая водоросль
Спирогира (*Spirogyra*) — нитчатая водоросль *Ulva* — талломовидная морская водоросль	

* Диагностический признак.

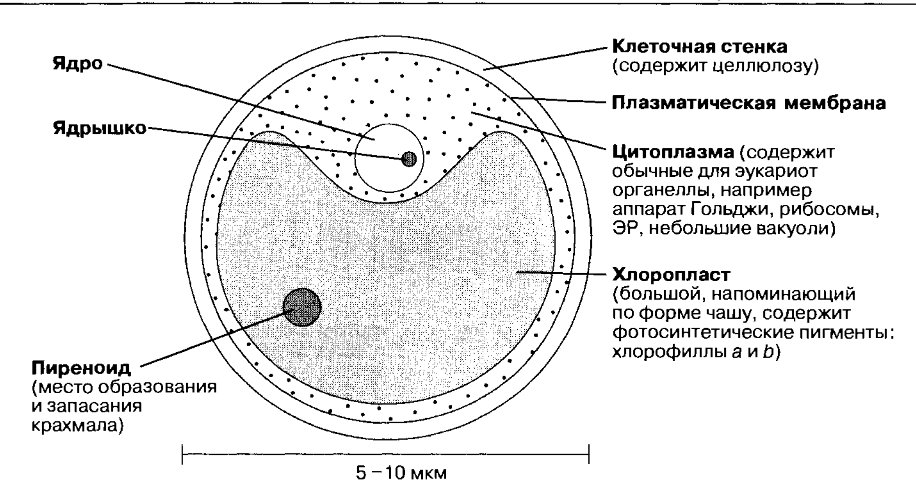


Рис. 2.30. *Строение зеленой водоросли хлореллы.*

2.6.4. Отдел Chlorophyta (зеленые водоросли)

Хлорелла

Хлорелла — одноклеточная, неподвижная зеленая водоросль. Ее строение показано на рис. 2.30. Ее можно встретить в пресноводных прудах и канавах. Хлореллу легко культивировать и она широко используется в экспериментах по изучению фотосинтеза (разд. 7.6), а также в качестве альтернативного источника питания (белок одноклеточных; разд. 12.12.3).

2.6.5. Отдел Phaeophyta (бурые водоросли)

Фукус

Фукус — относительно крупная бурая водоросль с довольно сложным строением. Ее тело представляет собой таллом, дифференцированный на черешок, базальный диск и слоевище (следует иметь в виду, что это не настоящие стебель, корни и листья). Эта морская водоросль часто встречается у скалистых берегов Британского побережья. Она хорошо адаптирована к суровым условиям побережья, где из-за приливов и отливов попеременно то обнажается, то вновь покрывается водой.

Известны три наиболее распространенных вида фукуса, которые часто встречаются в трех разных зонах, или глубинах, побережья — явление, называемое **зональным распределением** (разд. 10.6.4). Распределение водорослей по зонам связано главным образом с их способностью выдерживать пребывание на воздухе. Ниже перечислены основные признаки, по которым их можно узнать, а также места их распространения на побережье.

F. spiralis (плоская водоросль) — их выбрасывает на берег у самой высокой отметки прилива. В погруженном состоянии таллом слегка закручен в спираль.

F. serratus (обыкновенная зубчатая или пильчатая водоросль) — в средней приливной зоне. Края таллома зазубрены.

F. vesiculosus (пузырчатая водоросль) — у самой низкой отметки отлива. Имеются воздушные пузыри, обусловливающие плавучесть водоросли. Внешние признаки *F. vesiculosus* показаны на рис. 2.31.

АДАПТАЦИИ К ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ. Прежде чем мы рассмотрим адаптации фукуса к среде обитания, следует сказать несколько слов о природе самой среды, которая достаточно негостеприимна. Будучи растениями приливно-отливной зоны, водоросли разных видов в разной степени подвергаются воздействию воздушной среды во время отлива. Поэтому они должны быть защищены от высыхания. Кроме того, и температура может резко меняться, когда холодные морские волны вливаются в прогретые лужицы, оставшиеся после отлива. Растения должны быть адаптированы и еще к одному фактору, а именно к резким изменениям солености воды, будь то ее увеличение при испарении из небольших водоемов, образовавшихся после отлива, или ее уменьшение

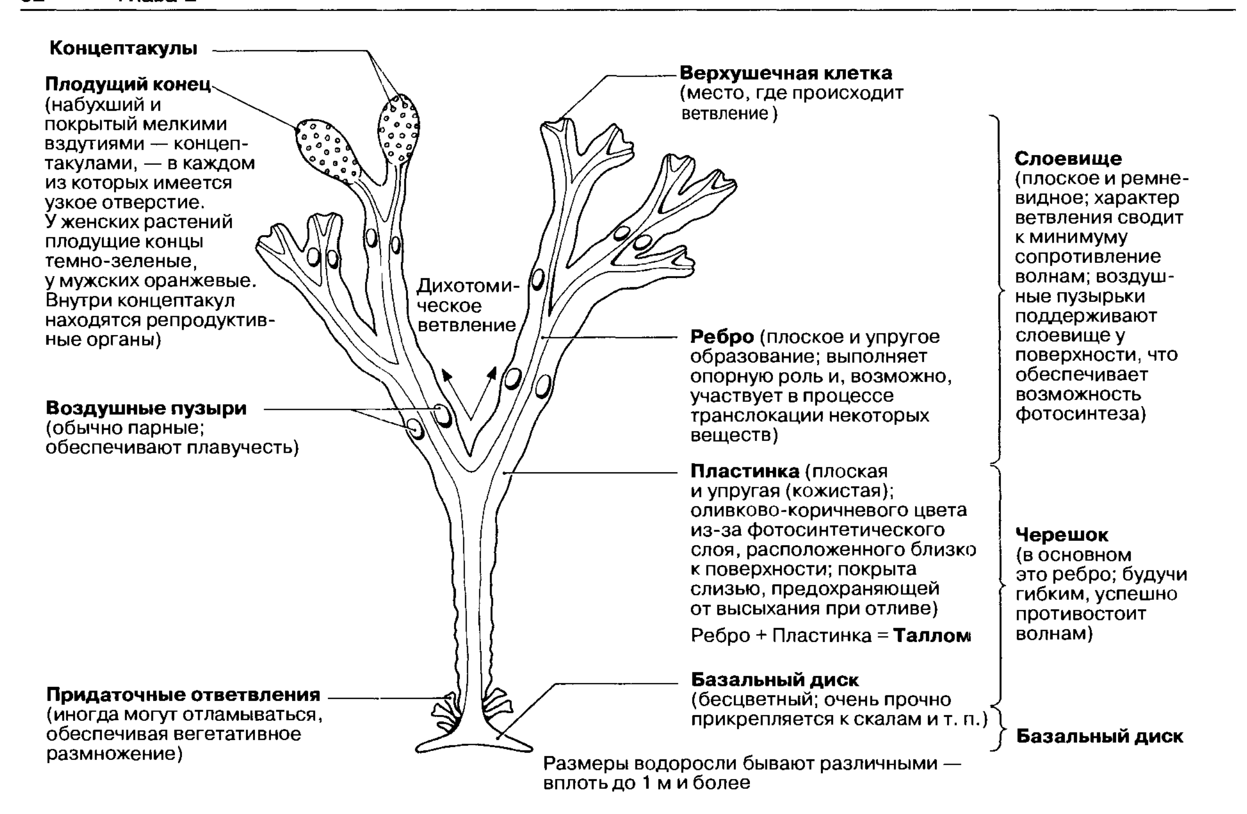


Рис. 2.31. *Внешнее строение Fucus vesiculosus; отмечены характерные признаки, в частности адаптации к окружающей среде.*

во время дождя. Для того чтобы противостоять таким факторам, как приливы, отливы, прибой и удары волн, нужна определенная механическая прочность. Большие волны способны перекатывать камни, которые могут придавливать водоросли, нанося им большие повреждения.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ (ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ). Таллом водоросли прочно прикрепляется к грунту с помощью базального диска (рис. 2.31). Связь с субстратом, обычно это камни, оказывается настолько прочной, что водоросль бывает чрезвычайно трудно оторвать от него. На деле первым, как правило, не выдерживает камень, а не базальный диск.

Таллом дихотомически ветвится (т. е. образует по две ветви в каждой точке ветвления). Это сводит к минимуму сопротивление потоку воды, устремляющейся между ветвями. К тому же таллом прочный и упругий, но не жесткий, а ребра слоевища прочные и гибкие.

У *F. vesiculosus* имеются воздушные пузыри, обеспечивающие его плавучесть; это удерживает слоевище вблизи поверхности воды, т. е. в условиях, способствующих максимальному улавливанию света для фотосинтеза.

Хлоропласты расположены в поверхностных слоях водоросли, обусловливая максимальное воздействие необходимого для фотосинтеза света.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ. Среди фотосинтетических пигментов преобладает бурый пигмент **фукоксантин**. В этом проявляется адаптация к фотосинтезу под водой, поскольку фукоксантин сильно поглощает свет в синей области видимого спектра, проникающий в толщу воды гораздо дальше, чем свет с большей длиной волны, например красный.

Таллом секретирует в больших количествах слизь, заполняющую все внутренние полости водоросли и выделяющуюся на поверхность. Слизь помогает удерживать воду, препятствуя таким образом обезвоживанию во время отлива.

Осмотический потенциал клеток водоросли выше (менее отрицательный), чем осмотический

потенциал морской воды, и поэтому потерь воды за счет осмоса здесь не происходит.

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К ПОЛОВОМУ РАЗМНОЖЕНИЮ. Высвобождение гамет у фукуса синхронизировано с приливами. Во время отлива таллом обсыхает и выдавливает наружу репродуктивные органы, защищенные от высыхания слизью. Во время прилива стенки репродуктивных органов растворяются, высвобождая гаметы.

Мужские гаметы подвижны и обладают положительным хемотаксисом, обусловливающим их перемещение в сторону химического секрета, выделяемого женскими гаметами.

Развитие зиготы происходит сразу после оплодотворения, что сводит к минимуму риск быть смытым в океан.

2.6.6. Простейшие

Как и водоросли простейшие образуют большую группу протоктистов. Это одноклеточные, подобные животным организмы с гетеротрофным способом питания. Существуют свыше 50 000 известных видов, которые можно обнаружить всюду, где есть вода. Большинство из них — свободно живущие организмы, характеризующиеся различными способами передвижения. Некоторые, однако, являются паразитами. Это, в частности, *Plasmodium*, вызывающий болезнь, которая, по имеющимся оценкам, убила больше людей, чем любая другая. Эта болезнь — малярия — все еще остается одной из страшнейших в мире убийц.

В этом разделе в качестве примера для изучения простейших мы выбрали свободно живущий организм инфузорию туфельку (*Paramecium caudatum*), поскольку она типична для этого уровня организации. Малярийный плазмодий рассматривается в гл. 15.

2.6.7. Отдел Ciliophora (ресничные)

Ресничные — один из типов простейших (рис. 2.28). Им присущи следующие признаки:

1) это одноклеточные гетеротрофные формы;
2) они снабжены **ресничками** — тонкими волосковидными отростками, биения которых вызывают ток воды, используемый клеткой либо для своего передвижения, либо для захвата пищевых частиц;
3) для них характерна определенная форма клетки, обусловленная наличием тонкого гибкого наружного слоя цитоплазмы, называемого **пелликулой**. Пелликула в свою очередь окружена плазматической мембраной;
4) клетки ресничных имеют довольно сложное строение, например они содержат макронуклеус и микронуклеус.

Наиболее типичный широко распространенный представитель ресничных — инфузория туфелька (*Paramecium*). Она обитает в стоячей воде, а также в пресноводных водоемах с очень слабым течением, содержащих разлагающийся органический материал. Рис. 2.32 дает представление о довольно сложном строении этих организмов, типичном для инфузории. Сложность строения клетки у парамеции объясняется тем обстоятельством, что ей приходится выполнять все функции, присущие целому организму, а именно питание, осморегуляцию и передвижение. Тело парамеции имеет характерную форму: передний конец у нее тупой, а задний несколько заострен. Реснички расположены парами по всей поверхности клетки. Располагаясь продольными диагональными рядами, они, совершая биения, заставляют инфузорию вращаться и продвигаться вперед. Между ресничками находятся отверстия, ведущие в особые камеры, называемые **трихоцистами**. Из этих камер под влиянием определенных раздражителей могут выстреливать тонкие остроконечные нити, используемые, вероятно, для удержания добычи.

Под пелликулой располагается **эктоплазма** — прозрачный слой плотной цитоплазмы консистенции геля. В эктоплазме находятся **базальные тельца** (идентичные центриолям), от которых отходят реснички, а между базальными тельцами имеется сеть тонких фибрилл, участвующих, по-видимому, в координировании биения ресничек.

Основная масса цитоплазмы представлена **эндоплазмой**, имеющей более жидкую консистенцию, чем эктоплазма. Именно в эндоплазме расположено большинство органелл. На вентральной (нижней) поверхности туфельки ближе к ее переднему концу находится **околоротовая воронка,** на дне которой находится **рот**, или **цитостом**. Рот ведет в короткий канал — **цитофаринкс**, или **глотку**. Как околоротовая воронка, так и глотка могут быть выстланы ресничками, движения которых направляют к цитостому поток воды, несущей с собой различные пищевые



Рис. 2.32. А. Paramecium caudatum. Структуры, различимые в световом микроскопе. Б. Микрофотография Paramecium caudatum, полученная с помощью светового микроскопа (×832).

частицы, такие, например, как бактерии. Вокруг попавших в цитоплазму путем эндоцитоза пищевых частиц образуется пищевая вакуоль. Эти вакуоли перемещаются по эндоплазме к так называемой **порошице,** через которую непереваренные остатки путем экзоцитоза выводятся наружу.

В цитоплазме имеются также две **сократительные вакуоли**, местоположение которых в клетке строго фиксировано (рис. 2.32). Эти вакуоли отвечают за осморегуляцию, т. е. поддерживают в клетке определенный водный потенциал (гл. 20). Жизнь в пресной воде осложняется тем, что в клетку постоянно поступает вода в результате осмоса; эта вода должна непрерывно выводиться из клетки, чтобы предотвратить ее разрыв. Происходит это с помощью процесса активного транспорта, требующего затраты энергии. Вокруг каждой сократительной вакуоли расположен ряд расходящихся лучами каналов, собирающих воду, перед тем как высвободить ее в центральную вакуоль.

В клетке парамеции находятся два ядра. Большее из них — **макронуклеус** — полиплоидное; оно имеет более двух наборов хромосом и контролирует метаболические процессы, не связанные с размножением. **Микронуклеус** — диплоидное ядро. Оно контролирует размножение и образование макронуклеусов при делении ядра.

Парамеция может размножаться и бесполым путем (поперечным делением надвое) и половым (путем конъюгации).

2.6.8. Отдел Apicomplexa

У простейших этой группы также имеется пелликула, придающая клетке определенную форму. Однако у большинства из них нет специальных структур для передвижения. Отличительная особенность Apicomplexa — это образование спор и при половом и при бесполом размножении. Примером этих простейших служит паразит *Plasmodium* — возбудитель малярии у человека, который рассматривается в гл. 15.

2.7. Царство растений

Хотя жизнь на нашей планете, вероятно, зародилась примерно 3,5 млрд. лет назад, первые организмы заселили сушу не ранее, чем 420 млн. лет назад. Это были самые первые растения. Растения — автотрофные эукариоты, которые адаптировались к жизни в воздушной среде. Единственные другие автотрофы среди эукариот — это водоросли, специализировавшиеся к жизни в воде. Напоминаем: **автотрофами** называют организмы, использующие в качестве источника для синтеза органических веществ неорганический углерод, а именно диоксид углерода. Однако помимо источника углерода для такого синтеза требуется еще и энергия (разд. 2.3.4), и растения, будучи фотоавтотрофами, используют в качестве источника энергии свет. Этот способ питания более принято называть **фотосинтезом**.

История эволюции растений — это постепенно совершенствующаяся адаптация к жизни на суше. Именно эта история и составит одну из основных тем в нашем изучении растений. Систематика растений, рассматриваемых в данной книге, показана на рис. 2.33. Там же приводится краткий перечень некоторых основных тенденций в эволюции растений, связанных с адаптацией к жизни на суше, которые также будут рассматриваться в этом разделе.

2.7.1. Отдел Bryophyta (печеночники и мхи)

Печеночники и мхи — наиболее примитивные из всех наземных растений. Полагают, что они

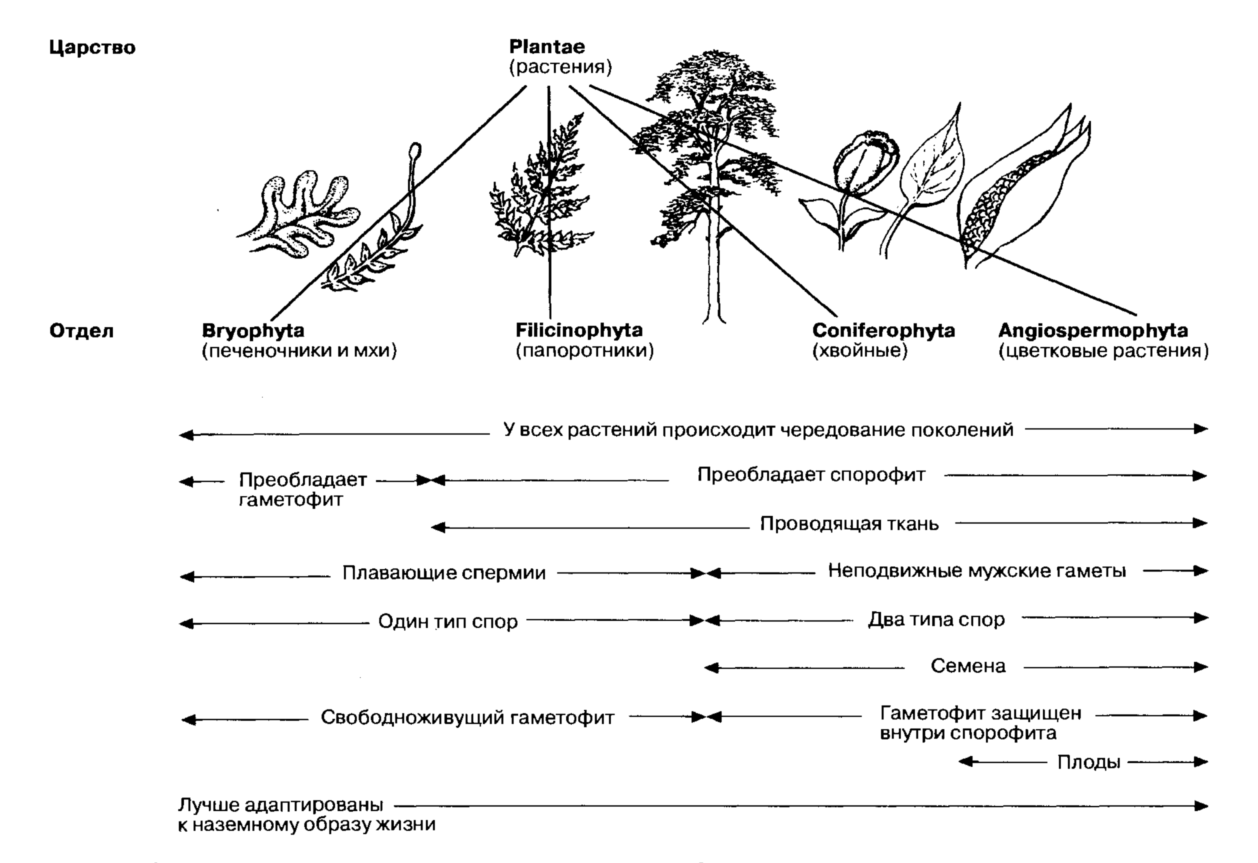


Рис. 2.33. Систематика растений и некоторые основные тенденции в эволюции растений.

Таблица 2.8. Систематика и особенности отдела Bryophyta (моховидные)

Отдел Bryophyta

Общие признаки

Чередование поколений, при котором преобладает гаметофитное поколение

Нет проводящей ткани, т. е. нет ни ксилемы, ни флоэмы

Тело представлено талломом или слегка дифференцировано на простые «листья» и «стебли»

Нет настоящих корней, стеблей и листьев; гаметофит прикрепляется к субстрату нитевидными ризоидами

Спорофит прикреплен к гаметофиту, полностью зависит от него и питается за его счет

Споры образуются на спорофите в споровой коробочке, расположенной на конце тонкой ножки, возвышающейся над гаметофитом

Встречаются главным образом в сырых затененных местах

Класс Hepaticae (печеночники)	*Класс Musci (мхи)*
Гаметофит представлен упрощенным образованием, форма которого варьирует от слоевищной (редко) до «облиственной» со стеблем (у большинства видов); имеются переходные формы дольчатого типа	Гаметофит «облиственный», имеет «стебель»
«Листья» (у облиственных печеночников) расположены вдоль стебля тремя рядами	«Листья» расположены спирально
Ризоиды одноклеточные	Ризоиды многоклеточные
Для рассеивания спор коробочка спорофита раскрывается на четыре створки; рассеиванию спор помогают элатеры	Рассеивание спор из коробочки спорофита происходит с помощью сложного механизма, срабатывающего в сухую погоду и включающего участие зубцов и пор
ПРИМЕРЫ: *Pellia* — слоевищный печеночник, *Marchantia* — слоевищный печеночник; антеридии и архегонии расположены на своеобразных стебельках, возвышающихся над талломом *Lophocolea* — облиственный печеночник; обычно встречается на гниющей древесине	ПРИМЕРЫ: *Funaria* *Mnium* — обыкновенный лесной мох, похожий по внешнему виду на *Funaria* *Sphagnum* — болотный мох; во влажной кислой среде (на болотах) образует слои торфа

произошли от зеленых водорослей. В отдел Bryophyta (мохообразные) входят два главных класса — Hepaticae (печеночники) и Musci (мхи). Обе эти группы плохо приспособлены к жизни на суше, и поэтому они привязаны к сырым затененным местам. Систематика и основные признаки мохообразных приведены в табл. 2.8.

Bryophyta — небольшие растения с несложным строением. Опорная и проводящая ткани у них развиты слабо или же вовсе отсутствуют. Нет у них дифференцированной ксилемы и флоэмы, так же как нет и настоящих корней. В почве они удерживаются тончайшими нитями, называемыми **ризоидами**. Вода и минеральные соли поглощаются всей поверхностью тела, в том числе и ризоидами. А это означает, что в отличие от настоящих корней ризоиды служат лишь для закрепления растения в грунте. (В *настоящих* корнях, как и в *настоящих* стеблях или листьях имеются проводящие ткани.) Мохообразные не покрыты сверху кутикулой, либо кутикула столь тонка, что она не препятствует потере (или поступлению) воды. Тем не менее многие мохообразные приспособились выдерживать засушливые периоды, используя для этой цели какие-то не совсем понятные механизмы. Например, было установлено, что такой

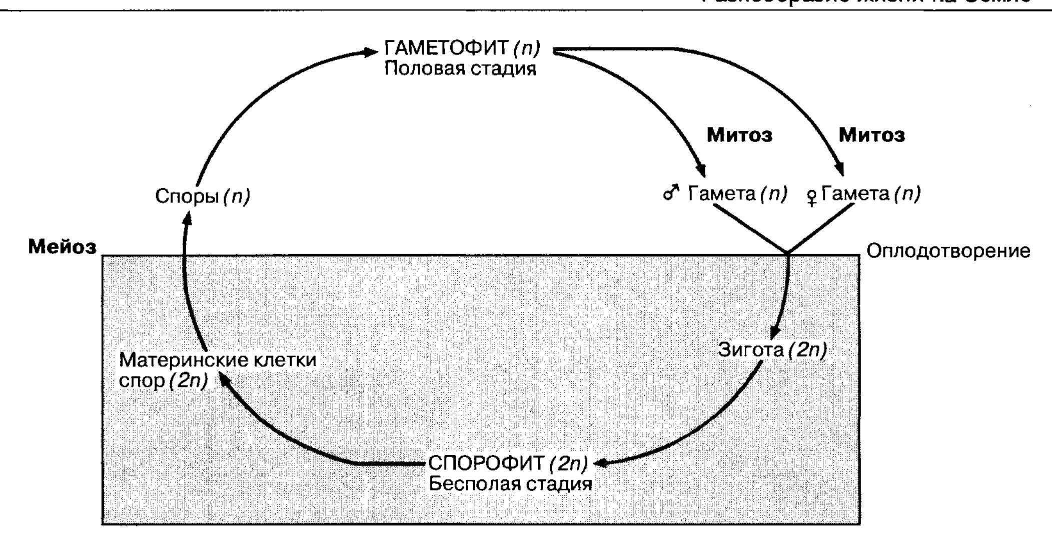


Рис. 2.34. Обобщенная схема жизненного цикла растений, отражающая чередование поколений. Обратите внимание на наличие гаплоидных (n) и диплоидных (2n) стадий. Гаметофит всегда гаплоидный и всегда образует гаметы путем митотического деления. Спорофит всегда диплоидный и всегда образует споры в результате мейотического деления.

хорошо известный ксерофитный мох, как *Grimmia pulvinata*, больше года остается живым при 20 °С в абсолютно высушенном состоянии. Сразу же после того, как растение попадает во влажную среду, у него восстанавливаются все функции.

Чередование поколений

Как у всех наземных растений и некоторых наиболее высоко организованных водорослей, таких как ламинария, у мохообразных наблюдается чередование поколений. В ходе жизненного цикла происходит смена двух типов организмов: поколение гаплоидного гаметофита и поколение диплоидного спорофита поочередно сменяют друг друга, что схематически показано на рис. 2.34. Гаплидное поколение называется **гаметофитом** (от греч. gametē — жена, gametēs — муж; *phytón* — растение), так как оно способно к половому размножению и образует гаметы. Поскольку образование гамет происходит в результате митоза, они тоже **гаплоидны**. Сливаясь, гаметы образуют **диплоидную** зиготу, из которой вырастает следующее поколение — поколение диплоидных спорофитов. Они называются спорофитами, потому что способны к бесполому размножению с образованием спор. Споры образуются в результате мейоза, т. е. здесь происходит возврат к гаплоидному состоянию. Гаплоидные споры дают начало гаметофитному поколению. Одно из этих двух поколений всегда преобладает над другим, и на его долю приходится бóльшая часть жизненного цикла; это поколение называют **доминантным**. У моховидных доминирует поколение гаметофитов, у всех остальных наземных растений — поколение спорофитов. Доминирующее поколение принято помещать в верхнюю половину схемы, изображающей жизненный цикл.

Внимательно изучите рис. 2.34, так как на нем в обобщенном виде представлен жизненный цикл всех наземных растений, в том числе и наиболее высокоорганизованных цветковых растений. Никогда не забывайте, что гаметы у растений образуются не в результате мейоза, как у животных, а в результате митоза; мейотическое деление происходит при образовании спор.

Класс Hepaticae — печеночники

Характерные признаки класса Hepaticae представлены в табл. 2.8. По своему строению печеночники намного проще, чем мхи, и в целом они более привязаны к сырым и затененным местам. Их можно найти на берегу рек и ручьев, на влажных камнях и среди болотной растительности. У большинства печеночников видны правильные доли или вполне выраженные «стебли» с неболь-

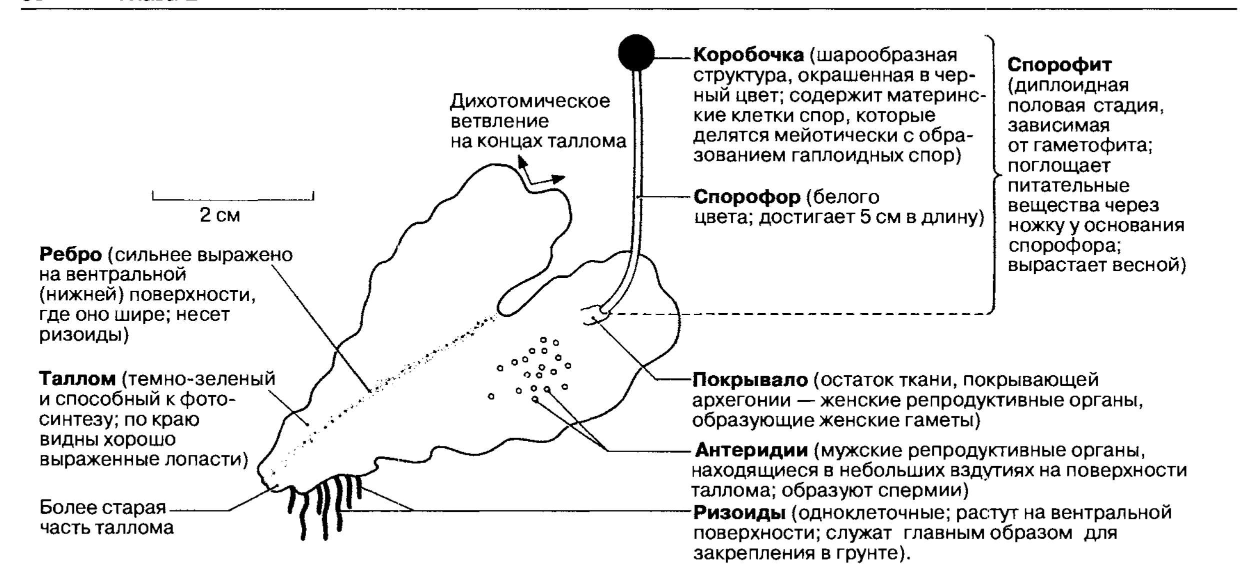


Рис. 2.35. Внешние признаки Pellia (печеночника). Гаметофит изображен вместе с прикрепленным к нему несамостоятельным спорофитом.

шими простыми «листочками». Проще всего устроены талломные печеночники, тело которых представлено плоским слоевищем и не разделено на стебли и листья.

Примером может служить *Pellia*, печеночник, широко распространенный по всей Великобритании. Это растение окрашено в тускло-зеленый цвет, ширина плоских «веточек» составляет около 1 см. Внешние признаки *Pellia* приведены на рис. 2.35.

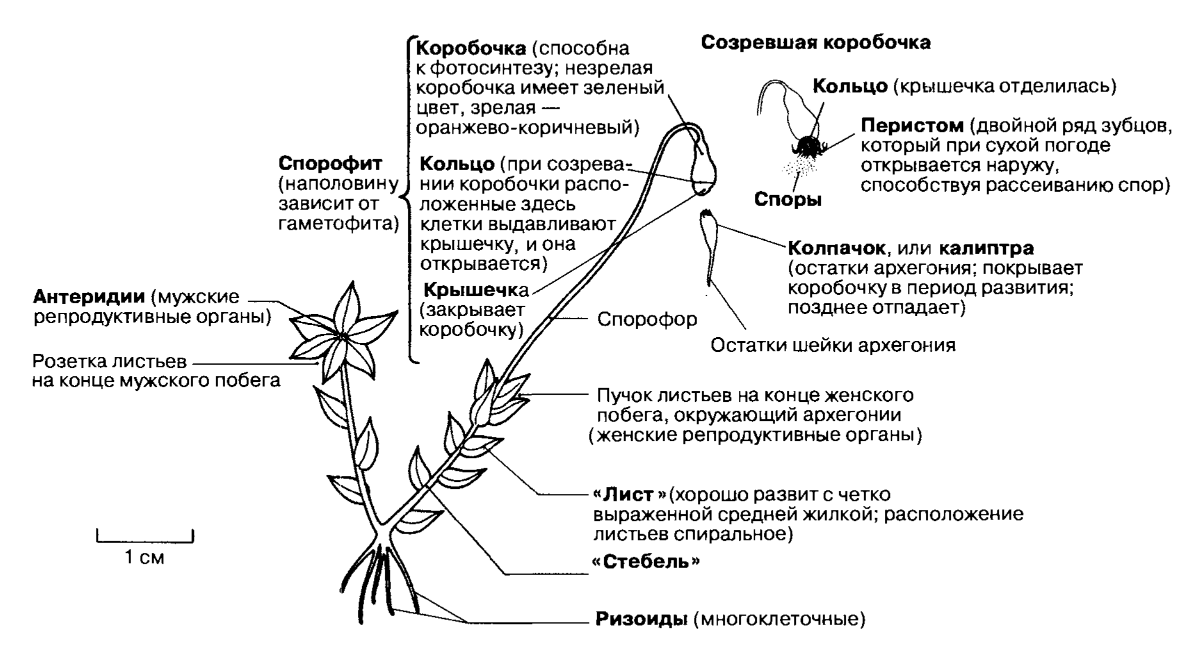


Рис. 2.36. Внешние признаки мха Funaria. Гаметофит изображен вместе с прикрепленным к нему наполовину самостоятельным спорофитом.

Класс Musci – листостебельные мхи

Основные признаки листостебельных мхов перечислены в табл. 2.8. Листостебельные мхи гораздо более дифференцированы, чем печеночники, но, как и печеночники, это небольшие растения, встречающиеся главным образом в сырых местах. Они часто образуют плотные подушки.

Funaria — обычный представитель лиственных мхов на полях, вырубках и перекопанных землях, где она поселяется одной из первых. *Funaria* особенно любит селиться на кострищах и пожарищах. Это один из самых обычных сорняков в теплицах и садах. Внешний вид *Funaria* показан на рис. 2.36.

Как и у печеночников, для оплодотворения *Funaria* необходима вода. Когда поверхность таллома увлажняется, созревшие антеридии поглощают воду и лопаются, высвобождая на поверхность мужские гаметы (спермии). Каждый спермий снабжен двумя жгутиками. Спермии подплывают к архегониям, в каждом из которых находится женская гамета, или яйцеклетка. Оплодотворение, т. е. слияние ядра спермия с ядром яйцеклетки, происходит в архегонии. В результате слияния образуется диплоидная зигота, которая, вырастая из архегония, дает начало новому спорофиту.

2.7.2. Отдел Filicinophyta (папоротниковидные)

Основные признаки Filicinophyta перечислены в табл. 2.9. Папоротники обычно встречаются только в тенистых влажных местах. Немногие папоротники могут расти на открытом месте, хотя самый обычный орляк (*Pteridium*) составляет исключение. Папоротники широко распространены в тропических дождевых лесах, где температура, освещенность и влажность наиболее благоприятны для них.

Папоротники — растения сосудистые; иными словами у них имеется **проводящая ткань**, которая состоит из ксилемы и флоэмы, выполняющих функцию транслокации (переноса) воды и питательных веществ в теле растения. По сосудам **ксилемы** осуществляется перенос в основном воды и минеральных солей, тогда как **флоэма** переносит главным образом растворы органических веществ, таких как сахара. Проводящие ткани являются серьезным эволюционным преимуществом по сравнению с простыми проводящими клетками некоторых моховидных и водорослей. Эти ткани обнаружены только в спорофитном поколении и именно поэтому спорофиты становятся доминирующими у всех сосудистых растений.

Таблица 2.9. Общие признаки отдела Filicinophyta (папоротниковидные)

Отдел Filicinophyta (папоротниковидные)
Общие признаки
Чередование поколений, при котором доминирует спорофитное поколение
Гаметофит редуцирован до крошечного заростка
В спорофите имеется настоящая проводящая система (ксилема и флоэма); следовательно, спорофит обладает настоящими корнями, стеблями и листьями
Листья относительно большие; называются вайями (ед. число вайя)
Споры образуются в спорангиях, расположенных обычно скученно и называемых сорусами
ПРИМЕРЫ:
Dryopteris filix-mas (щитовник мужской)
Pteridium (орляк)

Проводящие ткани выполняют две важные функции. Во-первых они образуют **транспортную систему**, переносящую питательные вещества и воду по многоклеточному телу, обеспечивая возможность развития крупного сложного тела. Во-вторых, они выполняют и **опорную функцию**, поскольку ксилема, будучи проводящей тканью, содержит лигнифицированные клетки — очень прочные и твердые. У сосудистых растений развивается и другая лигнифицированная ткань — склеренхима. Она усиливает механическую роль ксилемы (разд. 6.2.1).

Спорофитное поколение имеет настоящие корни, стебли и листья. Корни проникают в почву, что облегчает поступление в растение воды и растворенных веществ. По ксилеме они поступают в другие части растения.

Как только тело растения, получив поддер-

жку, смогло возвыситься над поверхностью земли, сразу же должна была возникнуть конкуренция за свет, и в результате появилась тенденция к развитию все более высоких форм. Папоротники и древовидные папоротники доминировали на суше в течение примерно 70 млн. лет, начиная с девонского периода до пермского. Затем они были в значительной степени вытеснены сначала хвойными, а позднее и цветковыми растениями (см. т. 3, приложение 4).

Несмотря на существенные прогрессивные адаптации спорофитного поколения к воздушной среде, гаметофит папоротниковидных, называемый **заростком**, все еще сталкивался с большими проблемами. Он еще меньше по размерам и менее стоек к обезвоживанию, чем гаметофит у моховидных. На заростках образуются спермии, которые, как и у моховидных, могут достичь женских гамет, только подплыв к ним.

Щитовник мужской (Dryopteris filix-mas)

Это, пожалуй, самый распространенный в Великобритании папоротник; он встречается по всей стране в сырых лесах, лесопарках и других тенистых местах. Вайи (листья) спорофита, достигающие в высоту до 1 м и более, растут от толстого горизонтального стебля, или **корневища**. На корневище находятся **придаточные корни**. От основного корневища могут отламываться отдельные ветви и давать начало новым растениям. Это — одна из форм вегетативного размножения. У основания корневище покрыто сухими бурыми чешуйками, защищающими молодые листья от заморозков и от засухи. Молодые листья плотно закручены в характерные для папоротников завитки. Выше на черешке листа размеры чешуек постепенно уменьшаются, и расстояния между ними увеличиваются. Черешок вайи называется **главным черешком**, а листочки, отходящие от него в обе стороны, — листочками перистого листа. Небольшие округлые выступы на листочках называются **вторичным листочками**. С внешними признаками спорофита *Dryopteris filix-mas* можно познакомиться на рис. 2.37; спорофит показан на рис. 2.38.

Споры образуются в конце лета в специальных структурах, называемых **спорангиями**. Спорангии находятся на нижней стороне вторичных листочков в особых скоплениях, получивших название **сорусов** (рис. 2.37, *В*, *Г* и *Д*). Каждый сорус покрыт защитным покрывалом — **индузием**. Внутри каждого спорангия происходит мейотическое деление диплоидных материнских клеток спор с образованием в результате гаплоидных спор. Созрев, индузий сморщивается и отпадает, а открывшиеся стенки спорангия начинают подсыхать. В конце концов стенка разрывается и споры «выстреливают» из спорангия как из катапульты (рис. 2.37, *Д*).

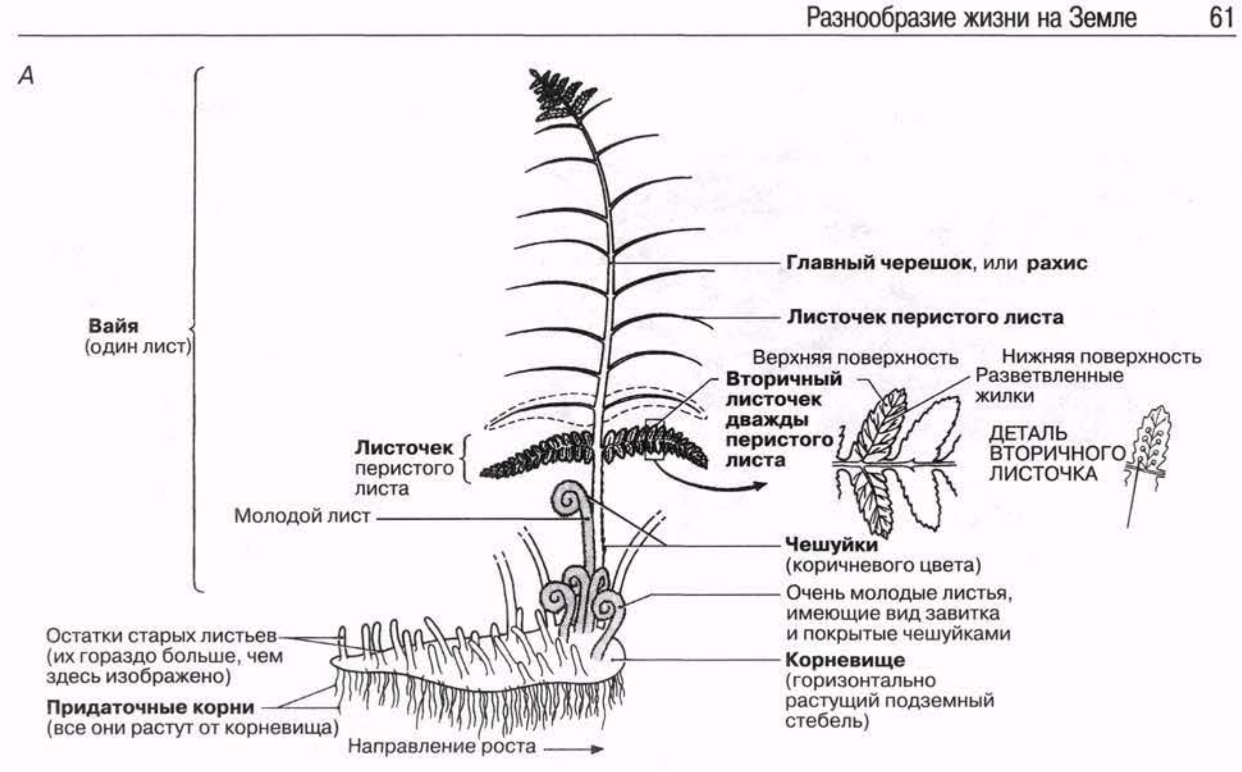
Споры прорастают, давая начало гаметофитному поколению. Гаметофит представляет собой тонкую сердцевидную пластинку клеток диаметром около 1 см (рис. 2.38). Эта пластинка имеет зеленый цвет, способна к фотосинтезу и прикрепляется к почве одноклеточными ризоидами. Поскольку у такого нежного заростка нет кутикулы, он быстро высыхает и, следовательно, может жить только во влажной среде.

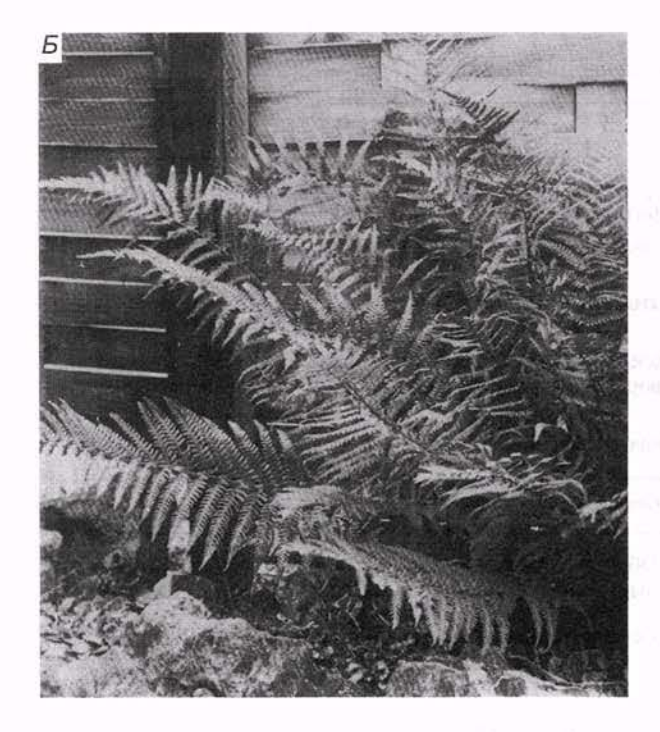
На нижней стороне гаметофита (заростка) образуются простые архегонии и антеридии. Эти репродуктивные органы защищают находящиеся в них гаметы. Гаметы возникают в результате митоза из материнских половых клеток; при этом, как и у моховидных, в антеридиях образуются спермии, а в каждом архегонии — по одной яйцеклетке. Спермии снабжены жгутиками. Во влажных условиях созревшие спермии высвобождаются из антеридиев и по водной пленке подплывают к архегониям. В результате оплодотворения образуется диплоидная зигота. Обратите внимание, что оплодотворение у папоротниковидных, также как и у моховидных, все еще зависит от наличия воды.

Зиготы дают начало спорофитному поколению. Молодой зародыш поглощает питательные вещества из гаметофита до тех пор, пока эту функцию не возьмут на себя собственные листья и корни (рис. 2.38, *Б*). Гаметофит вскоре увядает и отмирает.

2.7.3. Семенные растения

Самая процветающая группа растений образует семена. Эти растения, по-видимому, произошли от вымерших семенных представителей папоротников и их близких родичей. Систематика и





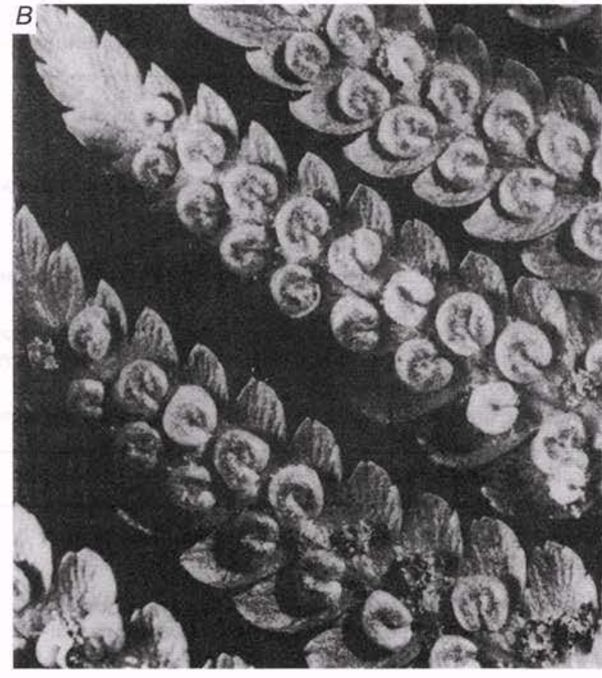


***Рис. 2.37.** Внешний вид и основные признаки спорофитного поколения мужского папоротника Dryopteris filix-mas. А. Схема и детали строения одной пары листочков; все другие листочки имеют такое же строение. Б. Листья (вайи) папоротника. В. Нижняя поверхность листа с видимыми на ней сорусами (некоторые сорусы покрыты индузием).* *(Продолжение рисунка см. на с. 62)*

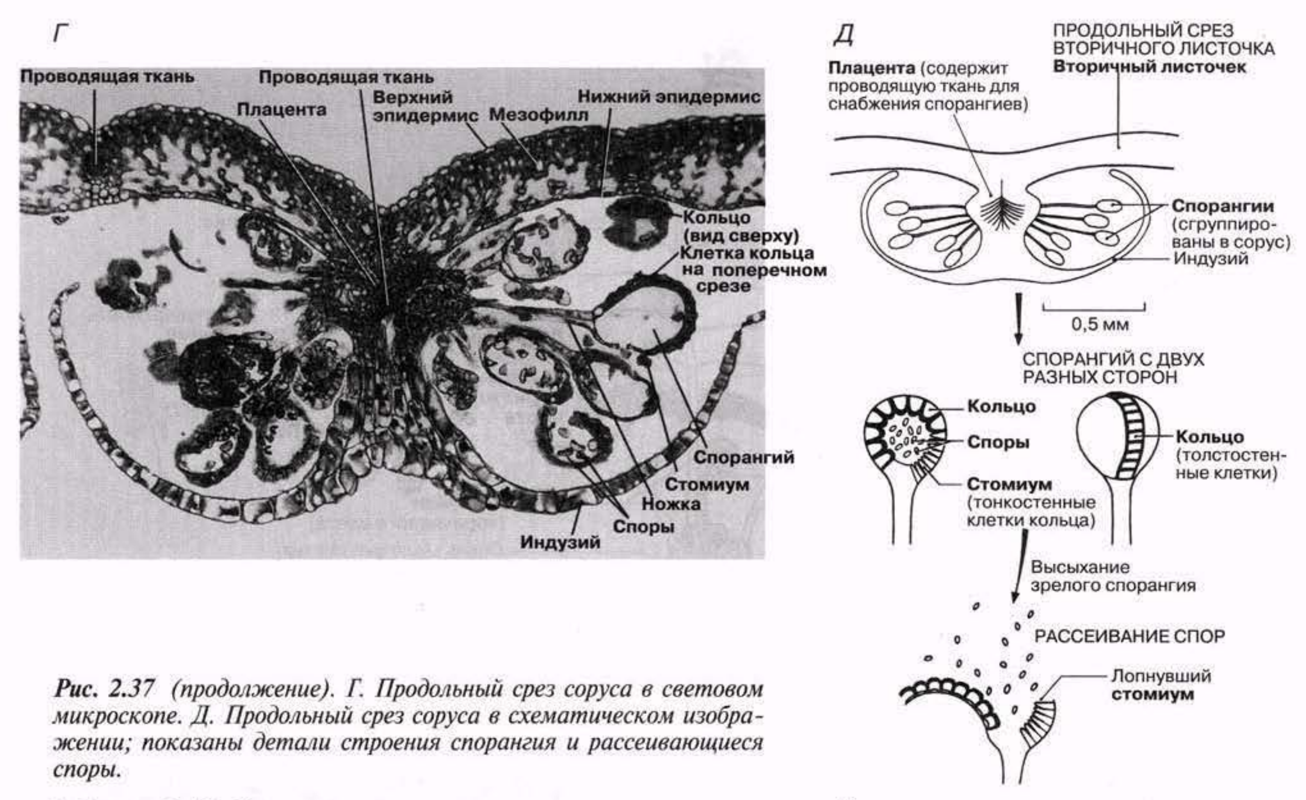
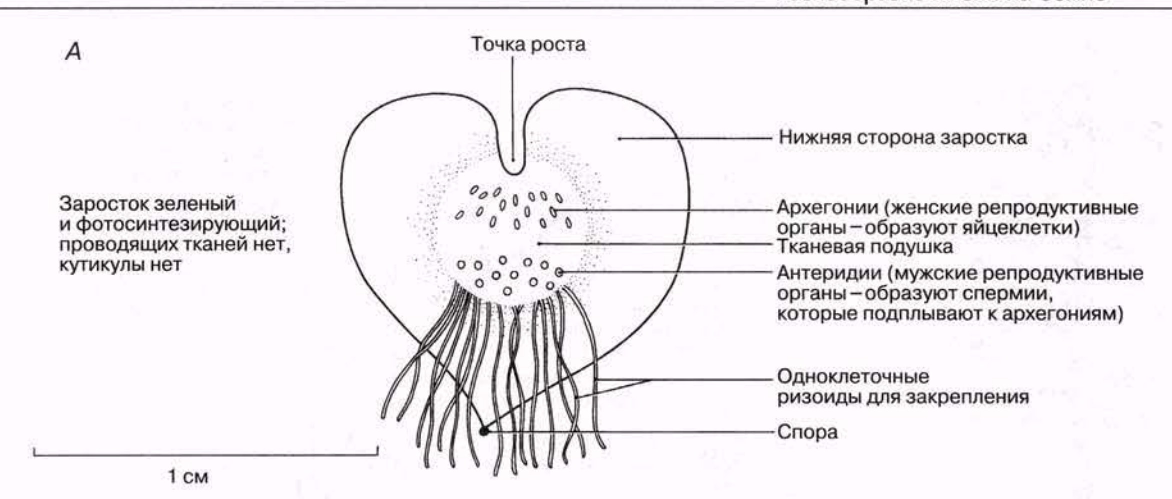


Рис. 2.37 (продолжение). Г. Продольный срез соруса в световом микроскопе. Д. Продольный срез соруса в схематическом изображении; показаны детали строения спорангия и рассеивающиеся споры.

Таблица 2.10. Систематика и основные признаки семенных растений

Семенные растения	
Основные признаки	
Спорофит является доминирующим поколением; гаметофит крайне редуцирован	
Спорофит **разноспоровый**, т. е. образует споры двух типов: микроспоры и мегаспоры; микроспора — пыльцевое зерно, мегаспора — зародышевый мешок	
Зародышевый мешок (мегаспора) остается целиком закрытым в семязачатке (мегаспорангии); оплодотворенный семязачаток представляет собой семя*	
Вода для полового размножения не нужна, поскольку мужские гаметы не способны плавать (исключение составляют некоторые примитивные представители); чтобы оплодотворить яйцеклетки, они проникают в завязь через пыльцевую трубку*	
Сложные по строению проводящие ткани имеются в корнях, стеблях и листьях	
Отдел Coniferophyta (хвойные)	*Отдел Angiospermophyta (цветковые растения)*
Обычно образуют шишки, на которых развиваются спорангии, споры и семена	Образуют цветки, в которых развиваются спорангии, споры и семена*
Семена не спрятаны в завязи. Они лежат на поверхности специализированных листьев, называемых семенными чешуями,* которые собраны в шишки	Семена спрятаны в завязи*
Не образуют плодов, поскольку не имеют завязи	После оплодотворения из завязи развиваются плоды*
	Классы: двудольные и однодольные (см. табл. 2.11)

* Диагностический признак



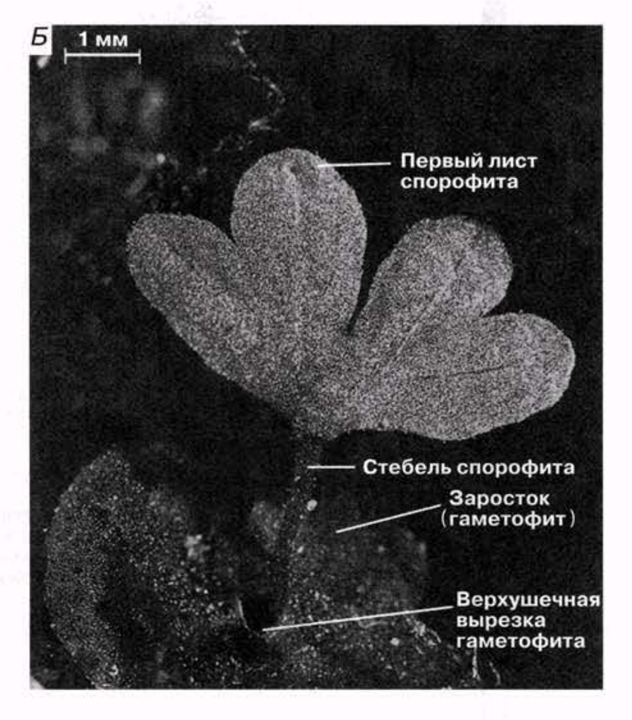


Рис. 2.38. Внешний вид гаметофитного поколения, или заростка, Dryopteris. А. Заросток имеет зеленый цвет и способен к фотосинтезу. У него нет ни проводящих тканей, ни кутикулы. Б. Заросток с растущим от него первым слоевищем спорофитного поколения. Вначале образующийся спорофит зависит от гаметофита, обеспечивающего его водой и минеральными веществами, однако вскоре спорофит становится независимым растением, а гаметофит отмирает.

основные признаки семенных растений суммированы в табл. 2.10.

В табл. 2.10 рассматриваются две основные группы семенных растений — **голосеменные** и **покрытосеменные**. Последние чаще называют **цветковыми растениями**. У голосеменных семязачатки (и впоследствии семена) располагаются на поверхности особых чешуйчатых листьев, называемых мегаспорофиллами или семенными чешуями. Эти чешуи собраны в шишки. У покрытосеменных семязачатки, а следовательно, и семена, заключены в особые структуры, т. е. лучше защищены.

2.7.4. Отдел Coniferophyta (хвойные)

Основные признаки Coniferophyta суммированы в табл. 2.10.

Хвойные (голосеменные) — процветающая группа растений, распространенных по всему земному шару; на их долю приходится примерно одна треть всех лесов планеты. Это деревья и кустарники, в основном вечнозеленые с игловидными листьями. Подавляющее число видов обитают в высоких широтах и распространяются на север дальше всех других деревьев. Хвойные имеют большое хозяйственное значение в качестве «мягкой древесины», используемой не только для получения лесо- и пиломатериалов, но и для получения смолы, скипидара и древесной мезги. К хвойным относятся сосны, лиственницы (с опадающей на зиму листвой), пихты, ели и кедры. Типичный представитель хвойных — сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*).

Этот вид распространен на всей территории центральной и северной Европы, бывшего СССР и Северной Америки. Он был интроду-

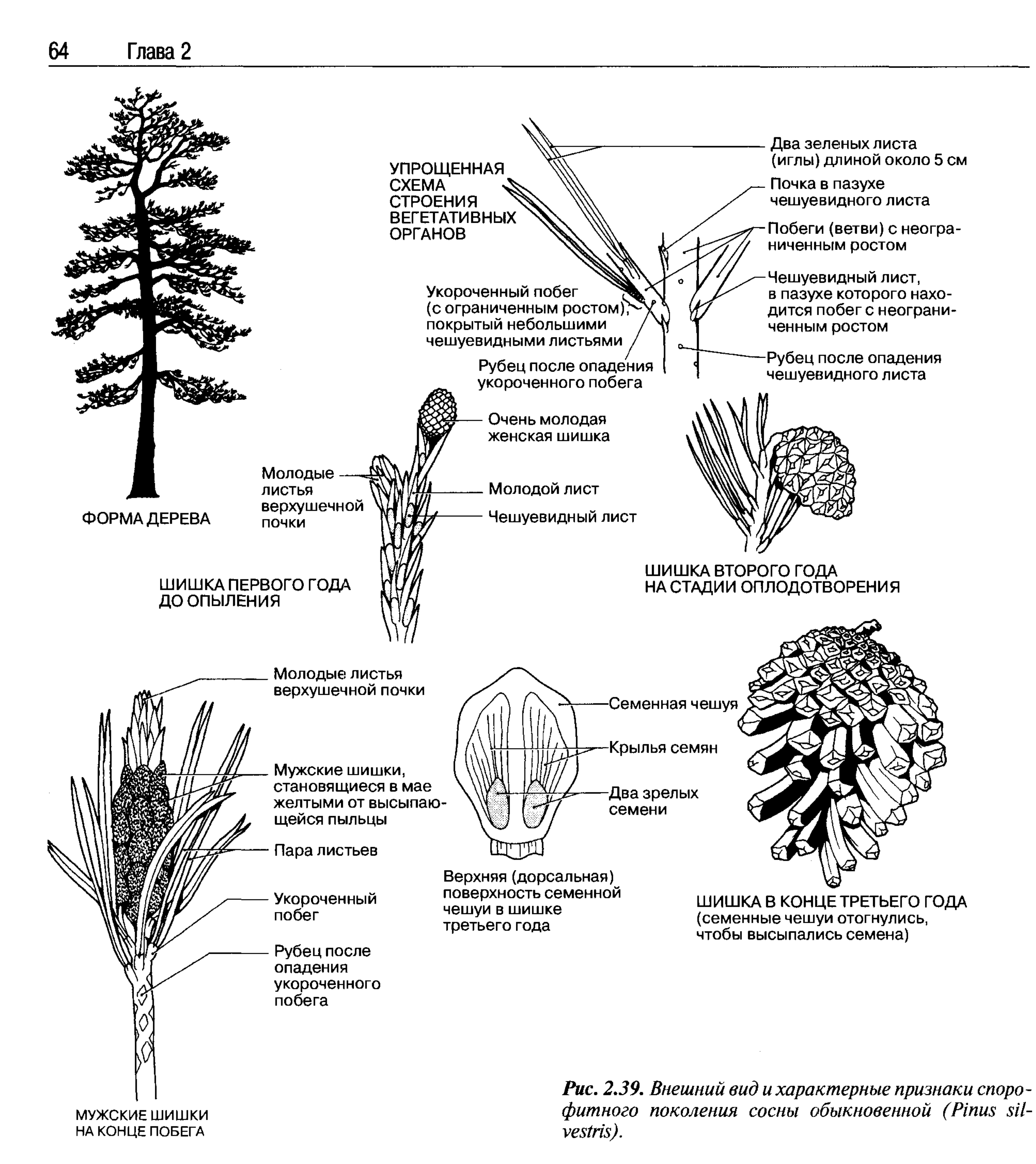


Рис. 2.39. *Внешний вид и характерные признаки спорофитного поколения сосны обыкновенной (Pinus silvestris).*

цирован и в Великобританию, но в природных условиях растет только в Шотландии. Это красивое величественное дерево высотой до 36 м с характерной отслаивающейся корой розовато- или желтовато-коричневого цвета выращивают и для декоративных целей, и для получения пило- и лесоматериалов. Сосны чаще всего растут на песчаных или бедных горных почвах, и поэтому корневая система у них обычно расстилается в поверхностных слоях почвы и сильно ветвится. Внешний вид сосны показан на рис. 2.39.

Каждый год из мутовки боковых почек на верхушке ствола вырастает новая мутовка вет-

вей. Характерный заостренный на конус облик сосны и других хвойных обусловлен тем, что мутовки более коротких (более молодых) веток на верхушке книзу постепенно сменяются все более длинными (более старыми). С возрастом нижние ветви отмирают и отпадают; поэтому крона у старых деревьев обычно сохраняется только на верхушке (рис. 2.39).

Главные ветви и ствол продолжают расти из года в год в результате роста верхушечной почки. Поэтому говорят, что для хвойных характерен **неограниченный рост**. Чешуевидные листья расположены спирально; в пазухах таких листьев находятся почки, из которых развиваются короткие веточки (длиной 2–3 мм), называемые **укороченными побегами**. Это — стебли с **ограниченным ростом**, на верхушке которых растет по два листа. Как только побег вырастает, чешуевидный лист у основания отпадает и на его месте остается рубец. Листья похожи на иголки, что уменьшает площадь их поверхности, а следовательно, и потери воды. Кроме того, листья покрыты толстой восковой кутикулой, а устьица погружены глубоко в ткань листа — еще одна адаптация для сохранения воды. Эти ксероморфные черты позволяют сводить к минимуму потери воды из вечнозеленых листьев во время холодных сезонов, когда вода может замерзнуть, или когда ее трудно извлечь из почвы. Через два-три года укороченные побеги отпадают вместе с листьями и на их месте остается еще один рубец.

Дерево представляет собой спорофитное поколение. Весной на одном и том же дереве образуются мужские и женские шишки. Диаметр мужских шишек составляет около 0,5 см; они округлые и располагаются группами у основания новых побегов под верхушечной почкой. Развиваются они в пазухах чешуевидных листьев вместо укороченных побегов. Женские шишки появляются в пазухах чешуевидных листьев на конце новых сильных побегов на некотором расстоянии от мужских шишек и располагаются более беспорядочно. Поскольку полное развитие шишки занимает три года, шишки очень различаются по размерам, и на одном дереве можно обнаружить шишки от 0,5 до 6 см величиной. Молодые шишки имеют зеленый цвет, но на второй год они становятся коричневыми или красновато-коричневыми. И мужские, и женские шишки состоят из плотно прижатых друг к другу спорофиллов (модифицированных листьев), расположенных спирально вокруг центральной оси (рис. 2.39).

На нижней поверхности каждого спорофилла мужской шишки находятся два **микроспорангия**, или **пыльцевых мешка**. Внутри каждого пыльцевого мешка происходит мейотическое деление, приводящее к образованию гаплоидных **пыльцевых зерен**, или **микроспор**. В них находятся мужские гаметы. У пыльцевых зерен имеется по два больших воздушных мешка, облегчающих их распространение ветром. В мае шишки становятся совсем желтыми из-за пыльцы, которая целым облаком вылетает из них. В конце лета они увядают и отпадают.

Каждый спорофилл женской шишки состоит из нижней кроющей чешуйки и более крупной верхней чешуи, несущей семязачатки. На верхней поверхности крупной чешуи бок о бок расположены два семязачатка, внутри которых происходит образование женских гамет. Опыление происходит уже на первом году развития шишки, но оплодотворение задерживается до следующей весны, когда вырастут пыльцевые трубки. Из оплодотворенных семязачатков образуются крылатые семена. Созревание семян продолжается в течение второго года, и лишь на третий год они высыпаются. К этому времени шишка становится относительно крупной и одревесневает, а чешуи отгибаются наружу, обнажая семена перед тем как их развеет ветром.

2.7.5. Отдел Angiospermophytae (покрытосеменные, или цветковые растения)

Основные признаки покрытосеменных перечислены в табл. 2.10.

Покрытосеменные лучше других растений адаптированы к жизни на суше. Появившись в меловом периоде примерно 135 млн. лет назад, они быстро вытеснили хвойные, заняв главенствующее положение среди растительности планеты и освоив самые разнообразные местообитания. Некоторые из покрытосеменных вернулись к пресноводному, а несколько видов — солоноватоводному образу жизни.

Одна из самых характерных особенностей покрытосеменных, помимо закрытых семян, о которых уже говорилось, это — появление **цветков** вместо шишек. Наличие цветков позволило

этим растениям привлечь для опыления насекомых, а иногда даже птиц и летучих мышей. Яркая окраска цветков, аромат, съедобная пыльца и нектар — все это средства для привлечения животных-опылителей. В некоторых случаях эволюция опылителей и цветков шла параллельно, что привело к возникновению многих высокоспециализированных и взаимовыгодных отношений. Адаптации цветка, как правило, были направлены на максимальное увеличение шансов для переноса пыльцы насекомыми, и поэтому этот процесс более надежен, чем опыление ветром. Растениям, опыляемым насекомыми, не нужны такие большие количества пыльцы, как при опылении ветром. Тем не менее многие цветковые растения приспособились к опылению ветром.

Двудольные и однодольные

Покрытосеменные растения делятся на две большие группы, которым можно дать статус классов.

Таблица 2.11. Основные различия между двудольными и однодольными

	Класс Dicotyledoneae	*Класс Monocotyledoneae*
Примеры	Горох, роза, лютик, одуванчик	Злаки, ирис, орхидеи, лилии
Морфология листа	Сетевидный рисунок жилок (сетчатое жилкование)	Жилки параллельны (параллельное жилкование)
	Лист дифференцирован на листовую пластинку и черешок	Обычно длинные и тонкие подобные листьям злаков (рис. 2.40)
	Дорсальная и вентральная поверхности различаются	Дорсальная и ветральная поверхности одинаковы
Анатомия стебля	Кольцо из проводящих пучков	Проводящие пучки разбросаны
	В проводящих пучках обычно имеется камбий, обеспечивающий вторичный рост	Камбия в проводящих пучках обычно нет, поэтому вторичный рост не наблюдается (имеются исключения, например пальмы)
Морфология корня	Первичный корень (первый корень, выросший из семени) сохраняется в виде центрального стержневого корня, от которого отходят боковые корни (вторичные корни)	Придаточные корни, отходящие от основания стебля, не отличаются от первичного корня; корневая система мочковатая
Анатомия корня	Несколько групп ксилемы (2–8)(см. гл. 13)	Множество групп ксилемы (обычно до 30)
	Часто в проводящих пучках имеется камбий, обеспечивающий вторичный рост	Камбия в проводящих пучках обычно нет, поэтому не происходит и вторичного роста
Морфология семени	Зародыш имеет две семядоли (листья, развивающиеся в семени)	У зародыша одна семядоля
Цветки	Число частей в основном кратно 4 и 5	Число частей кратно 3
	Чашечка и венчик обычно различаются	Нет явного деления на чашечку и венчик. Эти структуры часто соединены, образуя «сегменты околоцветника»
	Часто опыляются насекомыми	Часто опыляются ветром

Чаще всего эти две группы называют **однодольными** и **двудольными**. В табл. 2.11 перечислены основные признаки, по которым они различаются (см. также рис. 2.40). Согласно современным представлениям, однодольные, вероятно, произошли от двудольных.

Покрытосеменные бывают **травянистые** (т. е. не одревесневшие) и **деревянистые**. К последним относятся кустарники и деревья. У этих растений образуется большое количество вторичной ксилемы (древесины), которая выполняет опорную функцию и, кроме того, служит проводящей тканью. Ксилема возникает в результате активности проводящих пучков **камбия**. Этот камбий представляет собой слой клеток, расположенных между ксилемой и флоэмой в стеблях и корнях. Клетки камбия сохраняют способность к делению. Образующаяся при этом новая ксилема называется **вторичной ксилемой** или **древесиной**.

Травянистые растения, или травы, полагаются для опоры только на тургесцентность клеток и на большое количество механических тканей, таких как колленхима, склеренхима и ксилема; неудивительно поэтому, что и сами они не очень велики. У травянистых растений либо совсем нет камбия, либо, если он и имеется, его активность незначительна.

Многие травянистые растения **однолетние**, т. е. весь цикл развития от семени до семени у них завершается за один год. У некоторых травянистых растений образуются многолетние органы типа луковиц, клубнелуковиц или клубней, благодаря которым растение перезимовывает или же переживает периоды неблагоприятных условий, например засуху (гл. 20). Такие травянистые растения могут быть **двулетними** или **многолетними**. В первом случае они и образуют семена, и отмирают на второй год, во втором — живут много лет. Кустарники и деревья — растения многолетние. Они могут быть либо **вечнозелеными**, либо **листопадными**. Вечнозеленые растения образуют и сбрасывают листву круглый год, поэтому на растениях всегда есть листья. Листопадные полностью сбрасывают листья в холодное или засушливое время года.

Разнообразие покрытосеменных проиллюстрировано на рис. 2.41–2.44 на примере типичных представителей этой группы растений.



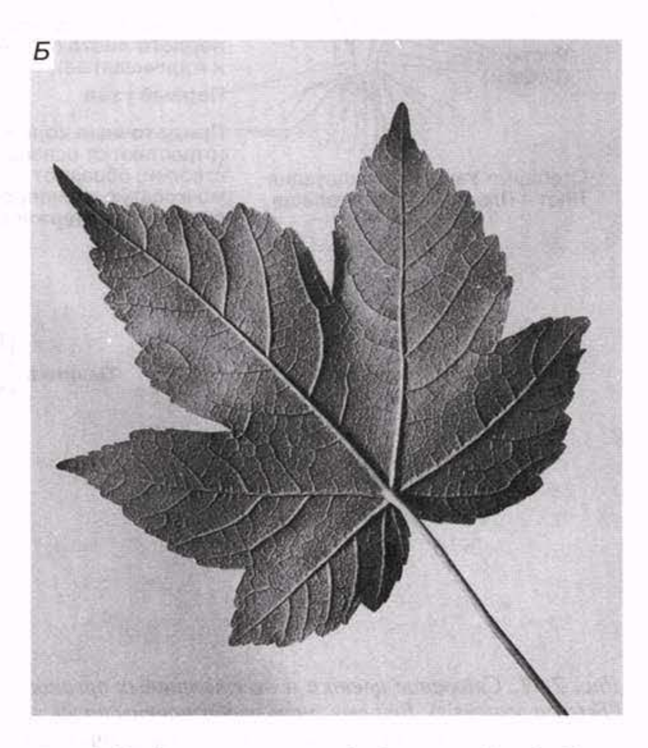


Рис. 2.40. Строение листа однодольных (А) и двудольных (Б).



А

Б

Меристема **узла**, из которой вырастают лист и междоузлие; (узел — неполый, в отличие от междоузлия)
Стебель
Параллельное жилкование **листовой пластинки**
Пленчатый **язычок**
Ушки — небольшие заостренные выступы; имеются не у всех злаков
Влагалище листа
30—120 см. высотой, образует большие дерновины; широко распространен в Великобритании, встречаясь на заливных лугах, пастбищных угодьях, старых пастбищах и по обочинам дорог; многолетник
Полое **междоузлие**
Третий узел
Стебель (неразветвленный; быстро удлиняется перед самым цветением и тогда его называют **соломиной**)
Молодой побег, или росток (междоузлия еще не удлинились; узлы расположены близко друг к другу и спрятаны во влагалищах у основания побега)
Пластинка второго листа
Влагалище второго листа (цилиндрическое; частично закрывает междоузлие между вторым и третьим узлами)
Второй узел
Ростки (побеги)
Остатки влагалища первого листа (высохшие и коричневатые)
Первый узел
Придаточные корни (отрастают от основания стеблей; образуют мочковатую корневую систему без стержневого корня)
Стебель = Узлы + Междоузлия
Лист = Пластинка + Влагалище
Соцветие (группа цветочков; называется метелкой)
Колосок
Ножка
Цветки (5—14 в каждом колоске)
Видоизмененные листья, закрывающие **цветочек**
Тычинка: **Пыльник**, **Тычиночная нить**
Перистое **рыльце** улавливает пыльцу, переносимую ветром
Завязь

В

Рис. 2.41. Строение цветка и вегетативных органов однодольного травянистого растения овсяницы луговой (Festuca pratensis). Вторые листья обозначены на рисунке серым цветом. Листья обычно расположены двумя рядами попеременно то на одной, то на противоположной стороне стебля. А. Строение вегетативных органов. Б. Строение соцветия. В. Детали строения одиночного открытого цветка, или цветочка; пленочки, или лодикулы, — две небольшие лепестковидные структуры, покрывающие завязь, на рисунке не показаны.

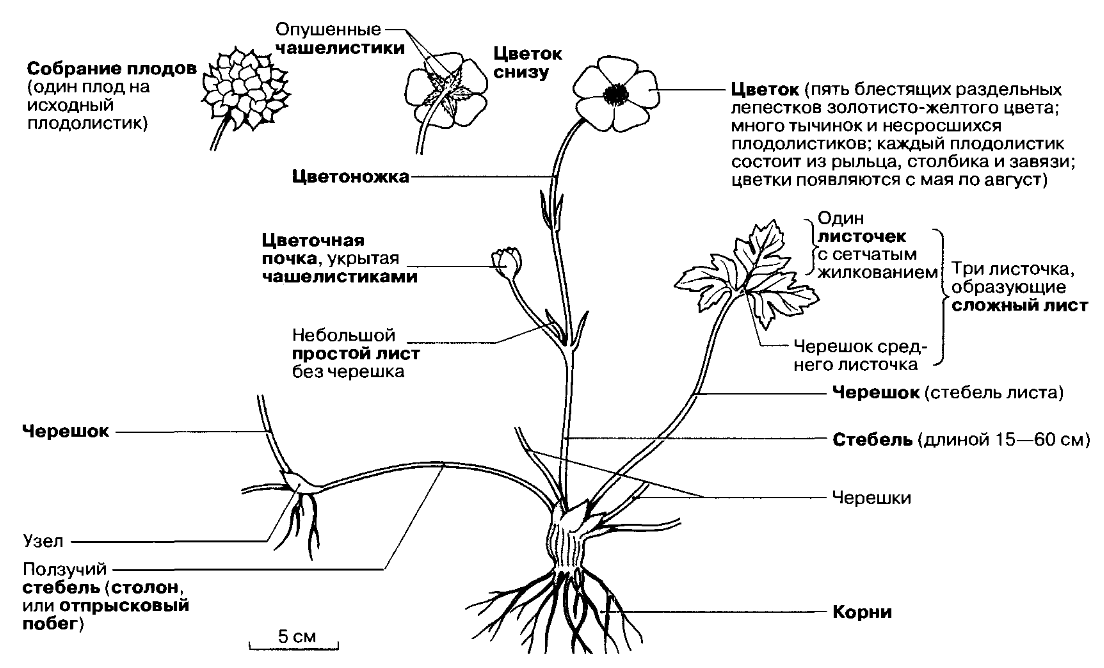


Рис. 2.42. Строение цветка и вегетативных органов двудольного травянистого растения лютика ползучего (Ranunculus repens). Это обычное многолетнее растение встречается на мокрых лугах, в сырых лесах, садах и на брошенных пастбищах по всей Великобритании.

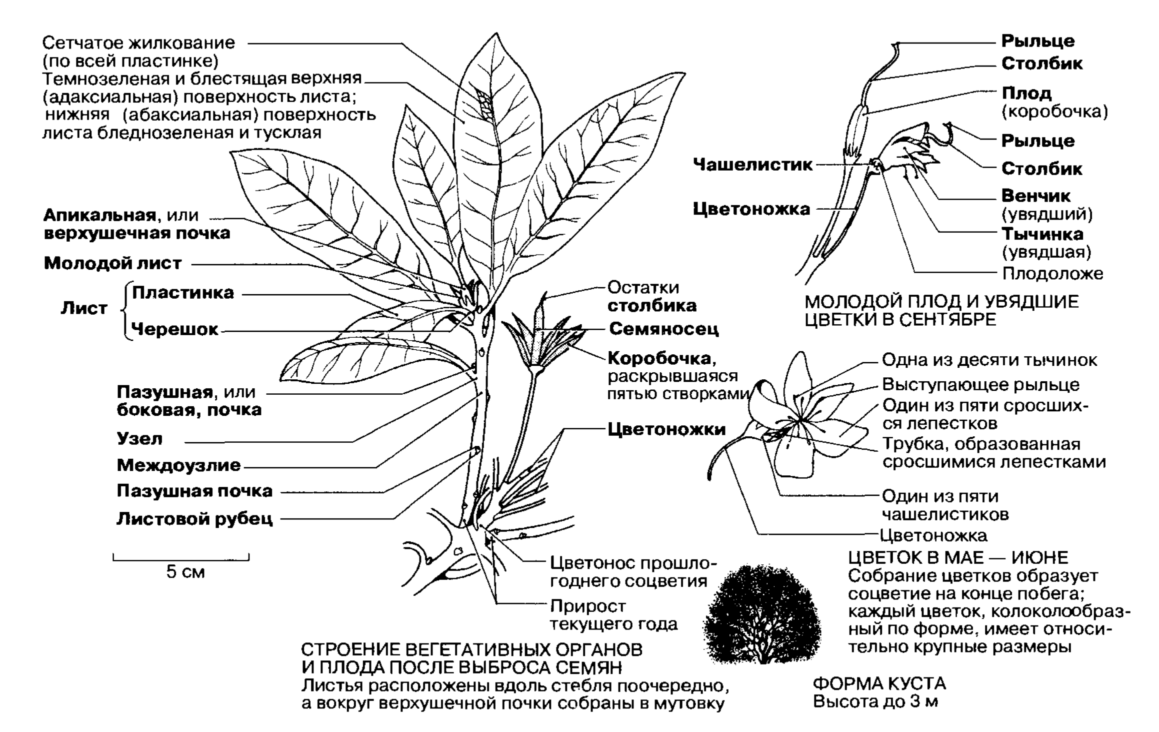


Рис. 2.43. Строение цветка и вегетативных органов дикого рододендрона (Rhododendron ponticum) — вечнозеленого двудольного кустарника. Исходно интродуцированное, это растение успешно акклиматизировалось и хорошо растет на кислых почвах (песчаных и торфяных), на пустошах и в лесах.

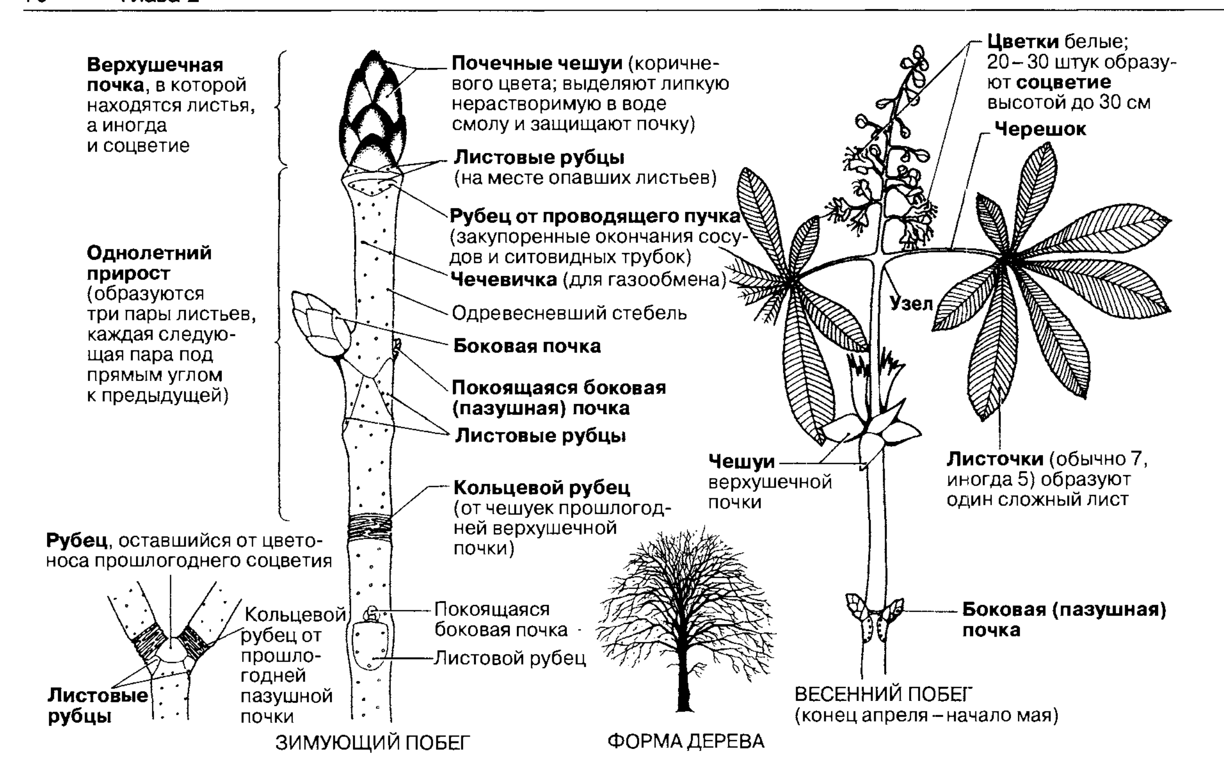


Рис. 2.44. Строение цветка и вегетативных органов конского каштана (Aesculus hippocastanum), двудольного листопадного дерева, достигающего в высоту 30 м и более.

2.7.6. Адаптации растений к жизни на суше

Теперь, когда мы познакомились с отличительными признаками четырех основных групп растений, а именно моховидных, папоротниковидных, голосеменных и покрытосеменных (цветковых), нам легче представить эволюционный прогресс, сделанный растениями в процессе адаптации к жизни на суше.

Проблемы

Пожалуй, наитруднейшей проблемой, которую надо было как-то преодолеть, чтобы перейти от водного образа жизни к наземному, была проблема **обезвоживания**. Любое растение, незащищенное тем или иным способом, например не покрытое восковой кутикулой, очень скоро высохнет и несомненно погибнет. Даже если преодолеть эту трудность, останутся другие нерешенные проблемы. И прежде всего вопрос о том, как успешно осуществить половое размножение. У первых растений в размножении участвовали мужские гаметы, способные приблизиться к женским гаметам, только плавая в воде.

Обычно считают, что первые растения, освоившие сушу, произошли от зеленых водорослей, у отдельных из наиболее эволюционно продвинутых представителей которых появились репродуктивные органы, а именно архегонии (женские) и антеридии (мужские); в этих органах были спрятаны, а, следовательно и защищены гаметы. Это обстоятельство и ряд других вполне определенных приспособлений, помогающих избежать высыхания, позволили некоторым представителям зеленых водорослей завладеть сушей.

Одна из важнейших эволюционных тенденций у растений — это постепенно увеличивающаяся независимость их от воды.

Ниже перечислены те основные трудности, которые связаны с переходом от водного к наземному существованию.

1. **Обезвоживание.** Воздух — это среда, способствующая высыханию, а вода необходима для жизни по целому ряду причин

(разд. 3.1.2). Следовательно, возникает необходимость в приспособлениях для получения и запасания воды.

2. **Размножение.** Нежные половые клетки должны быть защищены, а подвижные мужские гаметы (спермии) могут встретиться с женскими гаметами только в воде.
3. **Опора.** В отличие от воды воздух не может служить опорой растениям.
4. **Питание.** Растениям необходимы свет и диоксид углерода (CO_2) для фотосинтеза, поэтому хотя бы часть растения должна возвышаться над землей. Однако минеральные соли и вода находятся в почве или на ее поверхности, и, чтобы эффективно использовать эти вещества, часть растения должна находиться в земле и расти в темноте.
5. **Газообмен.** Для фотосинтеза и дыхания нужно, чтобы обмен диоксида углерода и кислорода происходил не с окружающим раствором, а с атмосферой.
6. **Факторы окружающей среды.** Вода, особенно, когда ее так много, как, скажем, в озере или в океане, обеспечивает высокое постоянство условий окружающей среды. Наземная же среда обитания в гораздо большей степени характеризуется изменчивостью таких важных факторов, как температура, интенсивность освещения, концентрация ионов и pH.

Печеночники и мхи

Мхи хорошо приспособились к распространению спор в наземных условиях: оно зависит от высыхания коробочки и рассеивания мелких легких спор ветром. Однако эти растения все еще находятся в зависимости от воды по следующим причинам.

1. Вода необходима им для размножения, поскольку спермии должны подплывать к архегониям. У этих растений возникли адаптации, позволяющие им высвобождать спермии только во влажной среде, потому что только в такой среде вскрываются антеридии. Эти растения частично приспособились к наземной жизни, поскольку гаметы у них образуются в защитных структурах — антеридиях и архегониях.
2. У них нет специальных опорных тканей, и поэтому рост растения вверх ограничен.
3. У моховидных нет корней, способных далеко проникать в субстрат, и они могут жить только там, где на поверхности почвы или в ее верхних слоях имеется достаточно влаги и минеральных солей. Однако у них имеются ризоиды, которыми они прикрепляются к грунту; это — одна из адаптаций к жизни на твердом субстрате.

2.4. *Печеночники и мхи часто называют амфибиями (земноводными) растительного мира. Объясните вкратце, почему.*

Папоротники

2.5. *Папоротники лучше адаптировались к жизни на суше, чем печеночники и мхи. В чем это проявляется?*

2.6. *По каким важным признакам мхи, папоротники и печеночники плохо адаптировались к жизни на суше?*

Семенные растения — хвойные и цветковые

Одна из основных трудностей, с которой сталкиваются растения на суше, связана с уязвимостью гаметофитного поколения. Например, у папоротников гаметофит — это нежный заросток, который образует мужские гаметы (спермии), нуждающиеся в воде, чтобы достичь яйцеклетки. Однако у семенных растений гаметофит защищен и сильно редуцирован.

Семенные растения обладают тремя важными преимуществами: во-первых, разноспоровостью; во-вторых, появлением неплавающих мужских гамет и, в-третьих, образованием семян.

РАЗНОСПОРОВОСТЬ И НЕПЛАВАЮЩИЕ МУЖСКИЕ ГАМЕТЫ. Очень важную роль в эволюции растений сыграло возникновение некоторых папоротников и их близких родичей, образующих споры двух типов. Явление это называют **разноспоровостью**, а растения — разноспоровыми. *Все* семенные растения относятся к разноспоровым. Они образуют крупные споры, называемые **мегаспорами**, в спо-

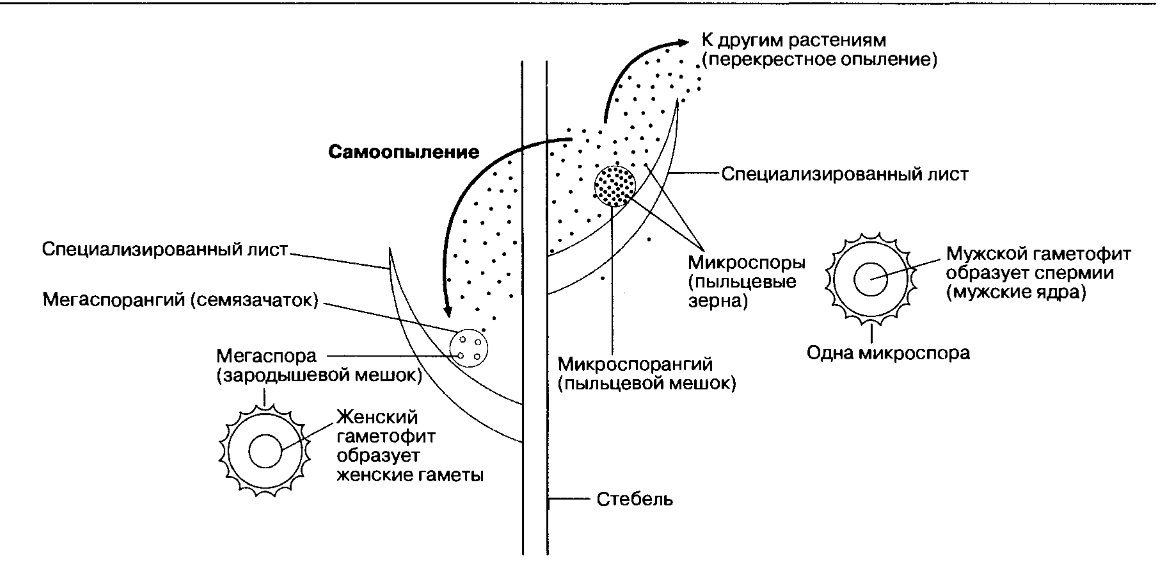


Рис. 2.45. Схематическое изображение основных элементов разноспоровости и опыления.

рангиях одного типа (мегаспорангиях) и мелкие споры, называемые **микроспорами**, — в спорангиях другого типа (микроспорангиях). Прорастая, споры образуют гаметофиты (рис. 2.34). Мегаспоры развиваются в женские гаметофиты, микроспоры — в мужские. У семенных растений гаметофиты, образуемые мегаспорами и микроспорами, очень малы по размерам и никогда не высвобождаются из спор. Таким образом, гаметофиты оказываются защищенными от высыхания, что представляет собой важное эволюционное достижение. Однако спермии из мужского гаметофита все еще должны перемещаться к женскому гаметофиту, что значительно облегчается рассеиванием микроспор. Будучи очень мелкими, они могут образовываться в больших количествах и разноситься ветром далеко от родительского спорофита. Случайно они могут оказаться в тесной близости от мегаспоры, которая у семенных растений не отделяется от родительского спорофита (рис. 2.45). Именно таким путем и происходит **опыление** у растений, пыльцевые зерна которых представляют собой микроспоры. В пыльцевых зернах образуются мужские гаметы.

У семенных растений возникло еще одно эволюционное преимущество. Мужским гаметам не нужно больше подплывать к женским гаметам, поскольку у семенных растений появились пыльцевые трубки. Они развиваются из пыльцевых зерен и растут в направлении женских гамет. По этой трубке мужские гаметы достигают женской гаметы и оплодотворяют ее. Плавающие спермии больше не образуются, в оплодотворении участвуют только мужские ядра.

Следовательно, у растений выработался механизм оплодотворения, независимый от воды. Это и послужило одной из причин, по которой семенные растения столь превзошли другие растения в освоении суши. Первоначально опыление происходило только с помощью ветра — процесс довольно случайный, сопровождающийся большими потерями пыльцы. Однако уже на ранних этапах эволюции примерно 300 млн. лет назад в каменноугольном периоде, появились летающие насекомые, а с ними и возможность более эффективного опыления. Цветковые растения широко используют опыление насекомыми, тогда как у хвойных все еще преобладает опыление ветром.

СЕМЕНА. У ранних разноспоровых растений мегаспоры высвобождались из родительского спорофита подобно микроспорам. У семенных же растений мегаспоры не отделяются от родительского растения, оставаясь в мегаспорангиях, или **семязачатках** (рис. 2.45). Семязачаток содержит женскую гамету. После оплодотворения женской гаметы семязачаток называют уже **семенем**. Таким образом, семя — это оплодотворенный семязачаток. Наличие семязачатка и семени дает определенные преимущества семенным растениям.

1. Женский гаметофит защищен семязачатком. Он полностью зависит от родительского спорофита и в отличие от свободно живущего гаметофита нечувствителен к обезвоживанию.
2. После оплодотворения в семени образуется запас питательных веществ, получаемых гаметофитом от родительского спорофитного растения, от которого он по-прежнему не отделен. Этот запас используется развивающейся зиготой (следующим спорофитным поколением) после прорастания семени.
3. Семена предназначены для того, чтобы переживать неблагоприятные условия, и остаются в состоянии покоя до тех пор, пока условия не станут благоприятными для прорастания.
4. У семян могут развиваться различные приспособления, облегчающие их распространение.

Семя представляет собой сложную структуру, в которой собраны клетки трех поколений — родительского спорофита, женского гаметофита и зародыша следующего спорофитного поколения. Родительский спорофит дает семени все, что нужно для жизни, и только после того, как семя полностью созреет, т. е. накопит запас питательных веществ для зародыша спорофита, оно отделяется от родительского спорофита.

> **2.7.** *Шансы для выживания и развития пыльцевых зерен (микроспор), переносимых ветром, намного меньше, чем для спор Dryopteris. Почему?*
>
> **2.8.** *Объясните, почему мегаспоры крупные, а микроспоры мелкие.*

2.7.7. Краткое перечисление адаптаций семенных растений к жизни на суше

Основные преимущества семенных растений над всеми остальными сводятся к следующему.

1. Гаметофитное поколение сильно редуцировано и полностью зависит от хорошо приспособленного к жизни на суше спорофита, внутри которого гаметофит всегда защищен. У других растений гаметофит очень легко высыхает.
2. Оплодотворение происходит независимо от воды. Мужские гаметы неподвижны и разносятся внутри пыльцевых зерен ветром или насекомыми. Окончательный перенос мужских гамет к женским происходит с помощью пыльцевой трубки.
3. Оплодотворенные семязачатки (семена) остаются некоторое время на родительском спорофите, от которого они получают защиту и пищу прежде, чем будут развеяны.
4. У многих семенных растений наблюдается вторичный рост с отложением больших количеств древесины, несущей опорную функцию. Такие растения вырастают в деревья и кустарники, способные эффективно конкурировать в борьбе за свет и другие ресурсы.

Некоторые из важнейших эволюционных тенденций приводятся в обобщенном виде на рис. 2.33. У семенных растений имеются и другие признаки, присущие растениям не только этой группы, но также выполняющие роль адаптаций к жизни на суше.

1. Настоящие корни обеспечивают извлечение влаги из почвы.
2. Растения защищены от высыхания эпидермисом с водонепроницаемой кутикулой (или пробкой, образующейся после вторичного роста).
3. Эпидермис наземных частей растения, особенно листьев, пронизан множеством мельчайших щелей, называемых **устьицами**, через которые осуществляется газообмен между растением и атмосферой.
4. У растений имеются и специализированные адаптации к жизни в жарких засушливых условиях (гл. 19 и 20).

2.8. Царство Animalia (животные)

2.8.1. Эволюционные тенденции

Животные составляют одну четвертую часть царства эукариот (рис. 2.4). Все они многоклеточные, поскольку одноклеточные организмы, подобные животным, относятся к царству

Protoctista. От растений животные отличаются тем, что они не автотрофны, а гетеротрофны. От грибов, тоже многоклеточных гетеротрофных эукариот, животные отличаются способом добывания пищи. Грибы можно охарактеризовать, как организмы, всасывающие пищу, животных же — как организмов, заглатывающих пищу. Грибы переваривают пищу вне организма и затем всасывают образующиеся после переваривания продукты, у животных же питание обычно включает **заглатывание** пищи (т. е. прием пищи внутрь организма) с последующим ее перевариванием внутри тела. Вся непереваренная пища **выделяется** (выбрасывается из тела). В процессе эволюции у животных выработался ряд различных стратегий пищевого поведения, а именно хищничество, растительноядность, всеядность и паразитизм. И если грибы в буквальном смысле слова растут на своей пище, то животным нередко приходится ее искать. В этом случае они должны обладать способностью к локомоции, чтобы перемещаться из одного места в другое, а это в свою очередь требует наличия высокоразвитой нервной системы, органов чувств и эффекторов. Кроме того, локомоция крупных животных требует наличия мышц и скелета, выполняющих к тому же еще и опорную функцию.

При изучении животных необходимо учитывать эволюционные тенденции, обусловливавшие появление все более и более сложных уровней организации в строении тела. Только у одной группы животных, у губок (рис. 2.46), не произошло образования настоящей ткани



Рис. 2.46. Губка морской каравай (Halichondria panicea).

Таблица 2.12. Основные признаки типа Porifera (губки)

Тип Porifera
Характерные признаки
Клетки в какой-то степени дифференцированы, но не организованы в ткани
Имеются два слоя клеток
Взрослые формы ведут прикрепленный образ жизни
Обитают только в морях
Тело обычно несимметричное
Однополостные животные
В стенке тела имеются многочисленные поры
Обычно имеется скелет, состоящий из известковых или кремневых спикул или из роговых волокон
Дифференцированной нервной системы нет
Бесполое размножение осуществляется путем почкования
Все представители гермафродиты
Высокая способность к регенерации
Тупиковая ветвь, не давшая начала ни одной другой группе животных

(табл. 2.12), но у всех других животных ткани образуются. **Тканью** называют группу клеток, часто схожих по строению и происхождению, и работающих совместно для выполнения какой-либо специальной функции. При этом возможно образование различных тканей, каждая из которых выполняет свою особую функцию. Приобретение тканью своей особой функции называют **дифференцировкой**. Этот же принцип действует и на субклеточном уровне, где различные клеточные органеллы специализированы для выполнения различных функций.

Разделение труда, как правило, повышает эффективность работы. Существуют более высокие уровни организации, чем ткани. Несколько работающих совместно тканей образуют **орган**, например желудок; группа же работающих совместно органов образует **систему**, такую, в частности, как пищеварительная. Сочетание различных систем органов в совокупности и составляет организм.

Точно так же, как в пределах ткани координируется активность клеток, должна быть координирована работа органов их систем. За это отвечают гормоны и нервная система. Как мы увидим далее, появление в процессе эволюции более сложных тканей, органов и систем органов со-

провождалось важными изменениями в плане строения тела, и в конце концов возникла необходимость появления транспортных систем, в частности кровеносной. Кровь — это жидкая ткань циркулирующая по всему организму благодаря сокращению кровеносных сосудов или сердца.

Ниже мы рассмотрим наиболее важные из этих путей развития на примере представителей основных типов царства животных.

2.8.2. Тип Cnidaria

Систематика и основные признаки типа Cnidaria приведены в табл. 2.13. К книдариям относятся медузы, актинии и кораллы.

Двуслойные животные

План строения тела относительно прост. Тело образовано двумя слоями клеток: наружным — **эктодермой** и внутренним — **энтодермой**. Это — так называемый двуслойный уровень организации. Эктодермальные клетки контактируют с внешней средой, а энтодермальные клетки обращены внутрь, выстилая **кишечную,** или **гастральную** полость. Эта полость сообщается с внешней средой через единственное отверстие («рот»). Питание осуществляется с помощью щупалец, расположенных вокруг ротового отверстия и загоняющих в полость тела пищевые частицы. И заглатывание пищи, и выброс непе-

Таблица 2.13. Систематика и основные признаки типа Cnidaria

Тип Cnidaria

Характерные признаки

Двуслойные животные; стенка тела состоит из двух слоев клеток: наружного — **эктодермы** и внутреннего — **энтодермы**; эти слои разделены **мезоглеей** — бесструктурным желеобразным слоем, в котором могут находиться клетки, мигрировавшие из других слоев*

Достигнута организация на уровне тканей

Радиальная симметрия тела

Тело напоминает по форме мешок с единственным отверстием — «ртом», который служит и для заглатывания пищи, и для выведения непереваренных остатков. Единственная полость в мешке называется **гастральной**. Именно в ней происходит переваривание пищи

Характерны два типа строения: **полипы** и **медузы**. Полипы ведут прикрепленный (не перемещаются) образ жизни; они могут быть одиночными, например *Hydra* или колониальными, например *Obelia*. Медузы — свободноплавающие одиночные формы*

Наблюдается **полиморфизм:** особи могут различаться по форме и выполнять различные функции — некая форма разделения труда

Класс Hydrozoa (гидроиды)	*Класс Scyphozoa (медузы)*	*Класс Anthozoa (кораллы и актинии)*
В жизненном цикле доминирует полип	Личиночная стадия иногда представлена маленьким полипом	Только полип — более сложный, чем у Hydrozoa
Простая медуза	В жизненном цикле доминирует крупная медуза с высокой степенью организации	Медузы нет
Полипы одиночные или колониальные		Полипы одиночные (актинии, некоторые кораллы) или колониальные (большинство кораллов)
Нематобласты (стрекательные клетки)	Нематобласты	Нематобласты
ПРИМЕРЫ: *Hydra* (стадии медузы нет) *Obelia*	ПРИМЕРЫ: *Aurelia* (медуза)	ПРИМЕРЫ: *Actinia* (морской анемон) *Madrepora* (коралл)

* Диагностический признак.

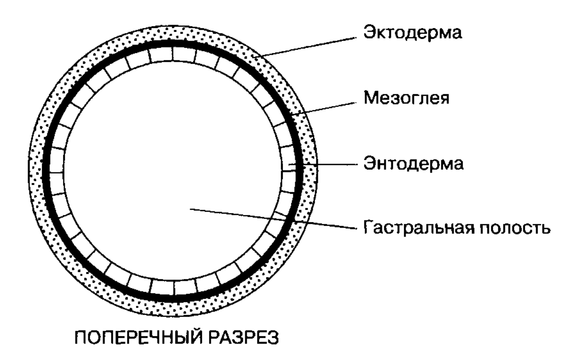
реваренных остатков осуществляется через это единственное отверстие. Клетки до некоторой степени специализированы, поэтому в данном случае можно говорить о наличии некоторой организации на уровне тканей. В эктодерме щупалец, например, имеются группы стрекательных клеток, называемых **нематобластами**. Эти клетки способны выбрасывать нити трех типов, одни из которых вонзаются в жертву, другие удерживают ее и третьи умерщвляют. В эктодерме находятся также чувствительные клетки, контактирующие с нервными клетками; эти последние образуют коммуникационную сеть, располагающуюся в мезоглее. Клетки, содержащие сократительные, подобные мышечным, волокна, обеспечивают двигательную активность тела и щупалец, а также локомоцию свободноплавающих медуз. В энтодерме имеются клетки, специализированные для переваривания пищи и всасывания питательных веществ.

Радиальная симметрия

Тело книдарий характеризуется радиальной симметрией. Иными словами, если тело книдарии разрезать по любому диаметру, то две образующиеся половины окажутся идентичными. Радиальная симметрия, как правило, ассоциируется с организмами, не способными к локомоции. (См. также разд. 2.8.8). Большинство животных обладает двусторонней симметрией (что связано с подвижным образом жизни), обусловливающей не только удлиненную и обтекаемую форму тела, но и более высокую специализацию различных его частей.

Полипы, медузы и полиморфизм

Для книдарий характерны два основных типа строения тела — полип и медуза (рис. 2.47). **Полип** имеет цилиндрическую форму и ведет **прикрепленный** образ жизни. Такие организмы остаются прикрепленными к поверхности, например к скале, на протяжении всей своей жизни. Способность к передвижению у них очень ограничена, либо вовсе отсутствует. **Медуза** — свободноплавающее животное, напоминающее по форме зонтик. В жизненном цикле определенных книдарий наблюдается чередование поколений, и тогда медузы обеспечивают расселение животного (см. ниже). В этом случае полипы размножаются бесполым путем, отпочковывая медузы, а медузы размножаются половым путем с образованием личинок, из которых развиваются полипы. Индивидуальные полипы в одной колонии могут различаться по форме. Например, одни из них могут быть специализированы для захвата пищи, другие — для бесполого размножения (см. ниже). Наличие в пределах одного вида особей, существующих в двух или более различных формах, называется **полиморфизмом**.



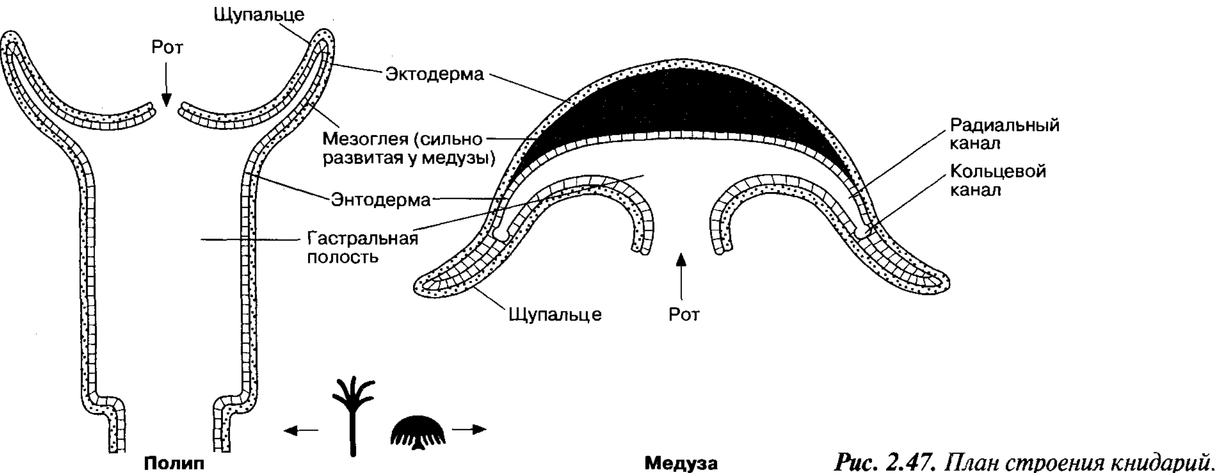


Рис. 2.47. План строения книдарий.

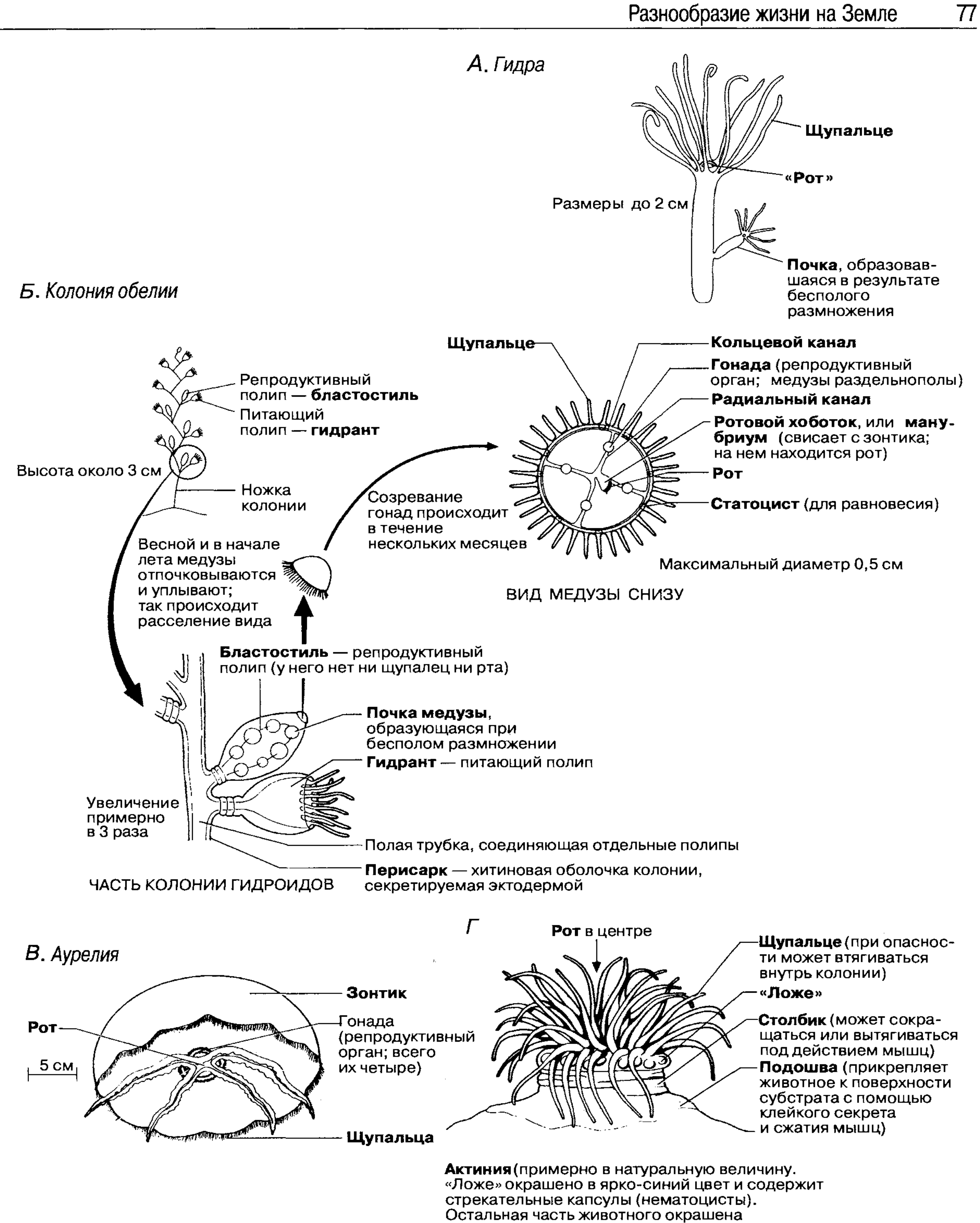
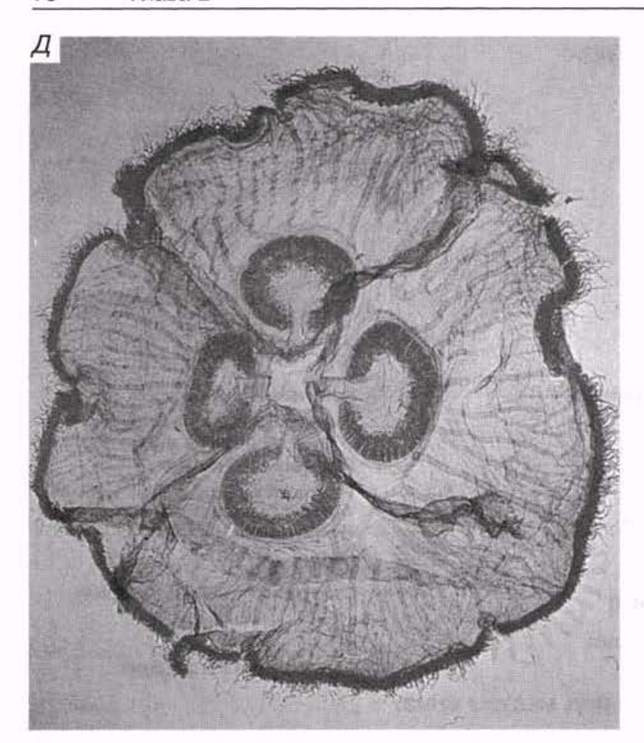
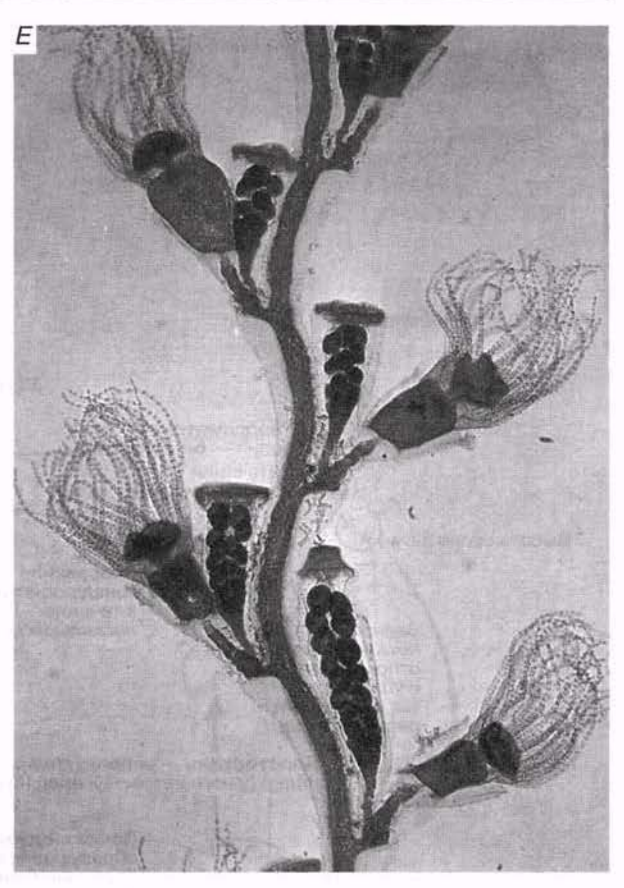


Рис. 2.48. Разнообразие книдарий. А. Гидра (Hydra) — пресноводная одиночная книдария. Б. Обелия (Obelia) — морская колониальная книдария с двумя типами полипов и медузной формой. В. Аурелия (Aurelia) — медуза. Г. Актиния (Actinia) — морской анемон. (Д — Ж — на с. 78).





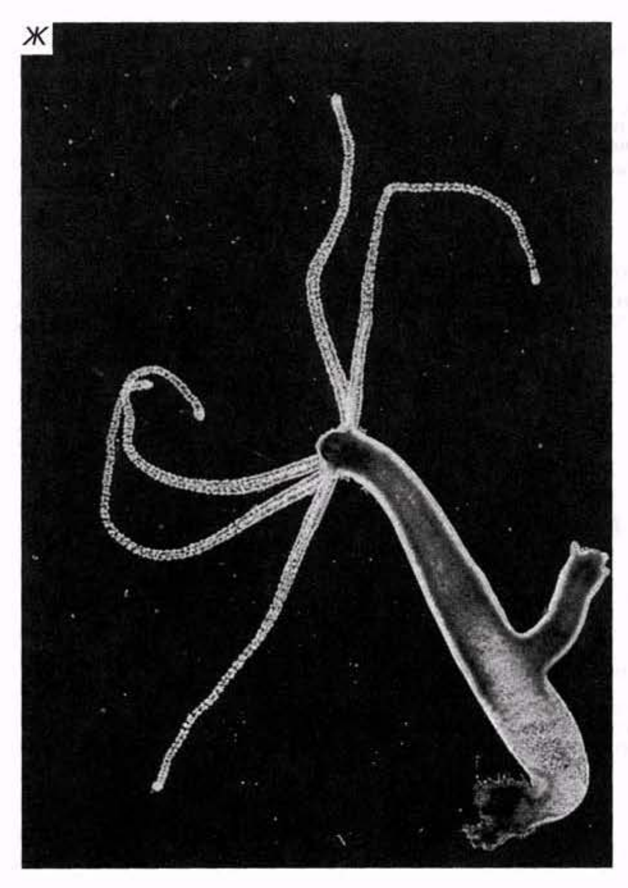


Рис. 2.48. *Разнообразие книдарий. Д. Аурелия (Aurelia) — медуза. Е. Колония обелий. Ж. Гидра (Hydra).*

Размеры

Книдарии относительно небольшие животные. Немногие крупные медузы в основном состоят из мезоглеи, в образовании которой живые клетки не участвуют. Питательные вещества могут быстро диффундировать только в пределах двух слоев — энтодермы и эктодермы. К тому же все клетки книдарий находятся в прямом контакте с окружающей их водой, что обеспечивает возможность очень эффективного газообмена путем диффузии. Соотношение поверхность тела/объем у этих животных велико.

На рис. 2.48 показаны различные книдарии; обелия, аурелия и актиния обитают в морях. На примере жизненного цикла обелии легко проиллюстрировать полиморфизм, при котором поколение колониальных полипов чередуется с поколением мелких медуз. Они встречаются обычно

на мелководье, прикрепляясь к скалам, раковинам, листьям морских водорослей и т. п. Актиния обычно встречается вблизи побережья Великобритании, особенно в таких защищенных местах, как расщелины и заводи в прибрежных скалах.

2.8.3. Тип Platyhelminthes (плоские черви)

Систематика и характерные признаки типа Platyhelminthes приводятся в табл. 2.14.

Таблица 2.14. Систематика и основные признаки типа Platyhelminthes (плоские черви)

Тип Platyhelminthes

Характерные признаки
Трехслойные животные
Двусторонняя симметрия тела
Несегментированные (как круглые черви и в отличие от кольчатых червей)
Целома нет
Уплощенная форма
Имеется ротовое отверстие; анального отверстия нет

Класс Turbellaria (ресничные черви, или турбеллярии)	*Класс Trematoda (двуустки)*	*Класс Cestoda (ленточные черви)*
Свободноживущие водные животные	Эндопаразиты (живут в организме хозяина) или эктопаразиты (живут на наружной поверхности хозяина)	Эндопаразиты (живут в организме хозяина)
Тело нежное и мягкое	Тело листовидное	Тело удлиненное, расчлененное на проглоттиды, которые способны отделяться
Присоски встречаются редко	Обычно помимо присоски на «голове» (ротовой присоски), нужной для прикрепления к хозяину, имеется еще присоска и на нижней (вентральной) стороне	Присоски и крючки на «голове» (сколексе) для прикрепления к хозяину
Тело снаружи покрыто ресничками, необходимыми для передвижения; кутикулы нет	Толстая кутикула с шипами (для защиты); у взрослой формы ресничек нет (нет необходимости в передвижении, поскольку они ведут паразитический образ жизни)	Толстая кутикула (для защиты); у взрослой формы ресничек нет
Имеется кишка	Имеется кишка	Кишки нет (в переваривании они не нуждаются, поскольку всасывают переваренную хозяином пищу всей поверхностью тела)
У взрослых особей есть органы чувств	Органы чувств только у свободноживущих личиночных стадий	Органы чувств только у свободноживущих личиночных стадий
ПРИМЕР: *Planaria*	ПРИМЕР: *Fasciola* (печеночная двуустка) *Schistosoma* — возбудитель шистосомоза (бильгарциоза) во многих тропических странах	ПРИМЕР: *Taenia* (ленточный червь)

Трехслойные животные

Трехслойное строение плоских червей обусловлено появлением у зародыша третьего зародышевого листка — **мезодермы**, которая располагается между экто- и энтодермой (рис. 2.55, *А*). Наличие мезодермы имеет важное значение в нескольких отношениях.

1. При трехслойном строении размеры тела могут увеличиваться, в результате чего пищеварительный тракт оказывается удаленным от стенок тела животного.
2. Из мезодермы формируются различные органы, согласованная работа которых приводит к более высокому уровню организации — к развитию систем органов. Примерами таких систем могут служить центральная нервная система, системы органов пищеварения, выделения и размножения.
3. У трехслойных животных значительно совершеннее становится работа мышц. Необходимость в этом связана с увеличением размеров животного, поскольку реснички и жгутики теперь уже не могут обеспечить локомоторные функции.

Однако с увеличением размеров животного возникает проблема транспорта веществ между энтодермальным и эктодермальным слоями. У некоторых животных мезодерма полностью заполняет пространство между энтодермой и эктодермой (**ацеломические животные**; рис. 2.55, *А*). В этом случае транспортные проблемы решаются уплощением тела, обеспечивающим сохранение большой площади поверхности по сравнению с его объемом. В результате простой диффузии оказывается достаточно для поддержания необходимого уровня обмена веществами между окружающей средой и тканями животного. У других животных, в мезодерме которых развивается полость — **целом (целомические животные)**, возникли транспортные системы, обеспечивающие перенос веществ из одной части тела в другую.

У плоских червей тело имеет трехслойное строение. Это самая ранняя группа животных, у которых впервые появились органы и системы органов, образующихся из мезодермы. Плоские черви — животные ацеломические и, как следствие этого, тело их плоское, отчего они и получили свое название. Основная масса мезодермы в теле остается недифференцированной и образует обкладочную ткань — **мезенхиму**, выполняющую опорную и защитную функции для внутренних органов.

Тип плоских червей разделяют на три класса; представители двух классов ведут исключительно паразитический образ жизни, тогда как третий класс, наиболее типичный, объединяет свободноживущие формы. У плоских червей имеется хорошо дифференцированная голова на **переднем** конце и четко оформленный **задний** конец. Кроме того, у них хорошо различимы **дорсальная** (верхняя) и **вентральная** (нижняя) поверхности. Многие структуры (такие, как глаза), расположены симметрично на правой и левой сторонах тела. Такой тип симметрии, при котором правая сторона является как бы зеркальным отражением левой, и при этом имеется четко различимый передний конец, называется **двусторонней симметрией**.

У плоских червей специальной транспортной системы нет, поскольку в соответствии с общим планом строения все участки их тела оказываются близко расположенными от источников пищи и кислорода. Тело у всех представителей этого типа плоское и тонкое, поэтому отношение площади поверхности тела, через которую происходит газообмен, к объему у них достаточно высокое. У многих форм имеется сильно разветвленная кишка, что облегчает поглощение питательных веществ. Кроме того, у них имеется система ветвящихся выделительных трубочек, собирающих подлежащие выделению конечные продукты обмена.

Класс Turbellaria

Планария (*Planaria*) — свободноживущий плоский червь, обитающий в пресноводных речках и прудах. Днем планария прячется под камнями, а ночью охотится. Она окрашена в черный цвет и достигает в длину 15 мм. У планарии удлиненное, сильно сплющенное тело с относительно широкой передней «головой» и заостренным задним концом. На «голове» с дорсальной стороны расположена пара глаз. Для планарии характерна двусторонняя симметрия, что связано с ее активным образом жизни (рис. 2.49).

На вентральной стороне ближе к заднему концу расположен рот — единственное отверстие, через которое кишка сообщается с окружающей средой. Пищу планарии составляют мел-

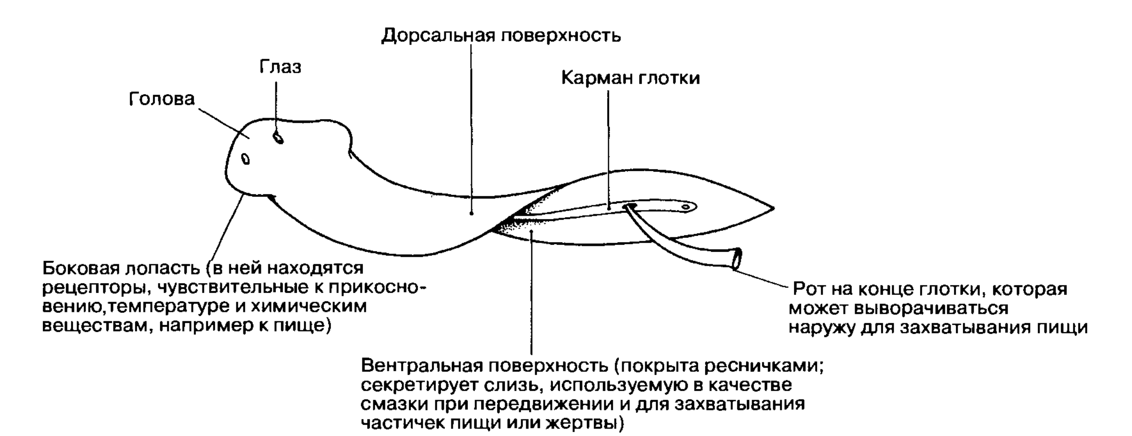


Рис. 2.49. Внешнее строение планарии.

кие черви, ракообразные и разлагающиеся остатки более крупных организмов.

Класс Trematoda

Печеночная двуустка (*Fasciola hepatica*); (рис. 2.50), относится к классу Trematoda, составляющему одну из основных паразитических групп в царстве животных. Печеночная двуустка — **эндопаразит**, т. е. она живет в организме хозяина. Ее местообитанием служат желчные протоки овцы — ее **первичного**, или **окончательного, хозяина**. В роли первичного хозяина могут выступать также крупный рогатый скот, а иногда и человек.

Между двуусткой и свободноживущей планарией существует множество различий. Эти различия, по-видимому, обусловлены развитием адаптаций, необходимых для выживания в качестве эндопаразита. С паразитическим образом жизни связан сложный жизненный цикл, включающий три личиночные стадии (мирацидий, редия, церкария), что способствует увеличению численности потомства на протяжении жизненного цикла. Образование многочисленного потомства позволяет перекрыть высокий уровень смертности, неизбежный при смене хозяина. Часть жизненного цикла печеночной двуустки протекает в организме **вторичного (промежуточного) хозяина** — пресноводной улитки *Limnaea* (прудовика), в теле которой могут расти и размножаться определенные личиночные стадии этого паразита.

На всех стадиях жизненного цикла у двуустки можно отметить морфологические, физиологические и репродуктивные адаптации к паразитическому образу жизни. Некоторые из них перечислены ниже и на рис. 2.50. Жизненный цикл печеночной двуустки показан на рис. 2.51.

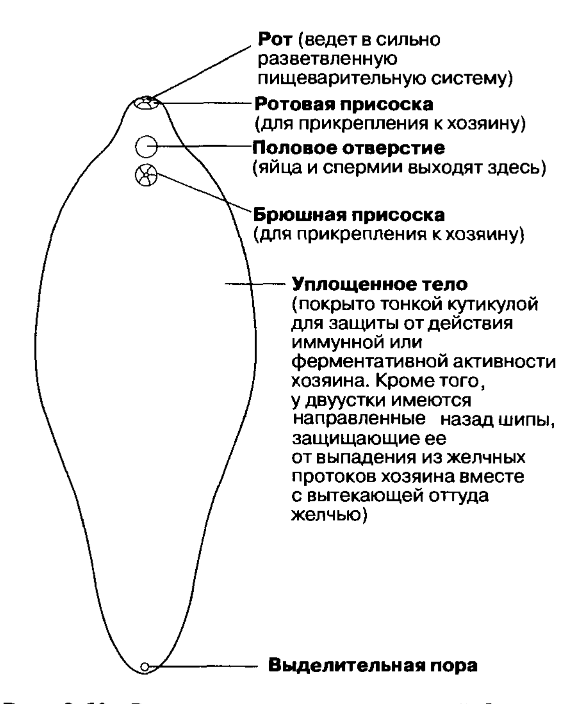


Рис. 2.50. Внешнее строение печеночной двуустки (Fasciola hepatica). Двуустка обитает в желчных протоках хозяина.

ВЗРОСЛАЯ ДВУУСТКА. Тело двуустки уплощенное и тонкое, приспособлено к жизни в желчных протоках. Стенка тела защищает двуустку от воз-

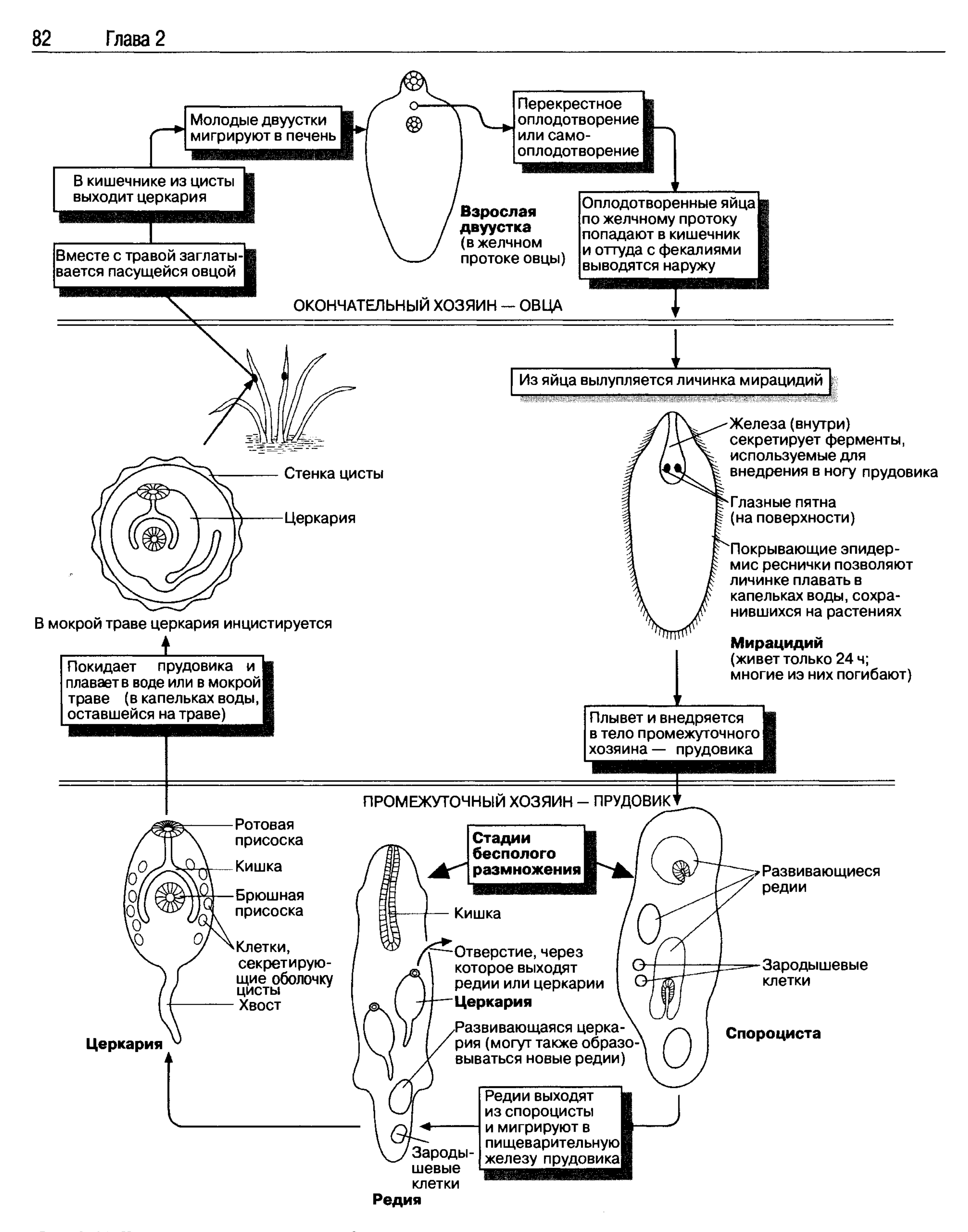


Рис. 2.51. Жизненный цикл печеночной двуустки.

действия ферментов хозяина, а секрет расположенных в стенке железистых клеток, защищает ее от действия антитоксинов хозяина.

Гермафродитная система органов размножения (наличие в одном и том же организме мужских и женских половых органов) обеспечивает возможность как самооплодотворения, так и перекрестного оплодотворения. Печеночная двуустка способна выживать и при недостатке кислорода.

МИРАЦИДИЙ. Мирацидий — это первая личиночная стадия в цикле развития двуустки (рис. 2.51). Главная функция мирицидия — поиск промежуточного хозяина, что требует наличия органов чувств и способности к передвижению. Кроме того, мирацидий дает начало новым личинкам (спороцистам; см. ниже). Эпидермис мирацидия покрыт ресничками, что позволяет этой личинке плавать в воде или в капельках влаги, остающихся на растениях.

Под действием определенных химических веществ мирацидии плывут к своему промежуточному хозяину — прудовику. (Способность перемещаться в сторону химического раздражителя называется хемотаксисом.) С помощью верхушечной почки мирацидий прикрепляется к ноге прудовика, а протеолитические (т. е. расщепляющие белки) ферменты, секретируемые верхушечной железой на поверхность ноги, облегчают внедрение мирацидия в ткани хозяина. Дальнейшее проникновение осуществляется с помощью мышечных клеток, облегчающих вбуравливание мирацидия в тело прудовика. Таким образом, происходит миграция мирацидия в пищеварительные железы прудовика. В мирацидии имеются специальные зародышевые клетки, из которых развиваются следующие личиночные формы.

СПОРОЦИСТА. Роль этой стадии состоит в увеличении численности личинок для восполнения потерь, связанных с тем, что часть личинок не находит себе хозяина. Спороциста — это неподвижный замкнутый мешок, содержащий зародышевые клетки, из которых развиваются редии — следующая личиночная стадия.

РЕДИЯ. Это — стадия размножения и питания. У личинки этой стадии имеется мускульная глотка, которая служит для высасывания жидкостей из тканей хозяина. Передвижение редий осуществляется с помощью мыщечных клеток. Зародышевые клетки дают начало новым редиям или церкариям. Новое поколение редий или церкарий выходит наружу через специальное отверстие.

ЦЕРКАРИЯ. Эта личинка во многом похожа на взрослую двуустку. Так, в частности, у нее имеются ротовая и брюшная присоски для прикрепления к соответствующему субстрату, например к траве. Но кроме того, у нее есть хвост, который позволяет ей передвигаться в воде или в капельках влаги на растениях. У этих личинок имеются железы, секретирующие оболочку цисты (рис. 2.51). До тех пор пока инцистированная церкария не будет проглочена овцой, ее дальнейшего развития не происходит. Инцистированные церкарии обладают высокой устойчивостью к низким температурам, но чувствительны к высыханию.

Limnaea — улитка-прудовик, ведущий земноводный образ жизни и обитающий в прудах, на илистых участках рек и на заливных лугах. Он способен переносить неблагоприятные условия, поэтому личиночные формы двуустки, которые развиваются в его теле (спороцисты и редии), оказываются защищенными от таких неблагоприятных условий. И действительно, при низких температурах редии образуют не церкарии, а дочерние редии. Редии остаются в теле прудовика и могут в нем перезимовывать. Только весной, с наступлением теплой погоды начнут развиваться церкарии. Прудовик тоже размножается очень быстро. Подсчитано, что за 12 нед одна улитка может дать потомство, достигающее 160 000 особей. Если все это потомство инфицировано развивающимися стадиями двуустки, то вероятность выхода церкарий, способных заражать новых окончательных хозяев, во внешнюю среду существенно возрастает. Земноводный образ жизни *Limnaea* гарантирует попадание церкарий во влажную среду, в которой они могут расселяться.

Высвобождение молодых двуусток из мегацеркарий происходит в кишечнике овцы или коровы. Этот процесс инициируется в желудке высоким содержанием диоксида углерода и высокой (до 39 °С) температурой. В таких условиях паразит выделяет протеолитические ферменты, которые переваривают стенку цисты, проделывая в ней отверстие. Выход из цисты молодых двуусток инициируется наличием желчи в пищеварительных соках тонкого кишечника.

Высвободившиеся молодые двуустки, проникнув через стенку кишечника, мигрируют в печень. Какое-то время они питаются тканью пе-

чени, но затем, примерно через 6 нед после заражения, навсегда поселяются в желчных протоках.

Последствия заражения двуусткой для первичного хозяина очень различны. В тяжелых случаях заражение двуусткой может вызвать гибель хозяина. Миграция церкарий через печень приводит к нарушению обмена веществ в этом органе. В результате происходит разрушение клеток печени, и, как следствие, закупорка желчных протоков; обширная эрозия печени (цирроз печени) может привести к развитию асцита. Недостаточное количество или полное отсутствие желчи в кишечнике нарушает пищеварение, а продукты выделения двуустки могут оказывать токсическое действие на хозяина.

Для борьбы с двуусткой используют разные методы. Дренирование пастбищных земель и выпас на пастбищах гусей и уток, поедающих улиток (биологический метод борьбы), направлены на уничтожение промежуточных хозяев — прудовиков (*Limnaea*). Этому же способствует искусственное заполнение прудов и использование системы подъема питьевой воды. Эффективной мерой может быть и известкование почв, поскольку в щелочной среде (pH 7,5) яйца паразита развиваться не могут. Для избавления зараженных овец от печеночной двуустки животным вводят тетрахлористый углерод, убивающий двуустку прямо в печени.

2.8.4. Тип Nematoda (нематоды, или круглые черви)

Нематоды — это низшие черви с тонким цилиндрическим телом, заостренным с двух концов. Подобно плоским червям они имеют трехслойное строение и лишены кровеносной системы. Их нельзя считать ни целомическими, ни ацеломическими животными (разд. 2.8.5); внутреннее строение тела у них достаточно простое, и здесь не имеет смысла его рассматривать. Нематоды почти вездесущи: они встречаются в воде, в почве (до 100 000 млн. на гектар) и в самых различных других местообитаниях. Однако в большинстве своем они микроскопичны или слишком малы, чтобы их можно было легко увидеть. Постоянно обнаруживаются новые виды; один из них, по-видимому, уникален для сусла, используемого при производстве пива в Германии. Круглые черви, трематоды и ленточные черви образуют три крупнейшие группы животных паразитов. Характерные признаки круглых червей приведены в табл. 2.15. Примером нематод может служить аскарида (*Ascaris*; рис. 2.52).

Таблица 2.15. Характерные признаки типа Nematoda (нематоды, или круглые черви)

Тип нематода
Характерные признаки
Трехслойное тело
Двусторонняя симметрия
Удлиненные круглые «черви» с заостренными концами*
Несегментированные (подобно плоским червям и в отличие от кольчатых червей)
Пищеварительный канал с ротовым и анальным отверстиями
Раздельнополые
Имеются свободноживущие виды; многие представители являются паразитами растений и животных
На переднем конце заметна некоторая степень цефализации (развития головы)

* Диагностический признак

Один из видов, *Ascaris lumbricoides*, является обычным паразитом человека и свиней. Это относительно крупная, примерно такого же размера, как дождевой червь (до 20 см в длину), нематода кремовато-белого цвета. В тяжелых случаях заражение аскаридами (аскаридоз) может приве-

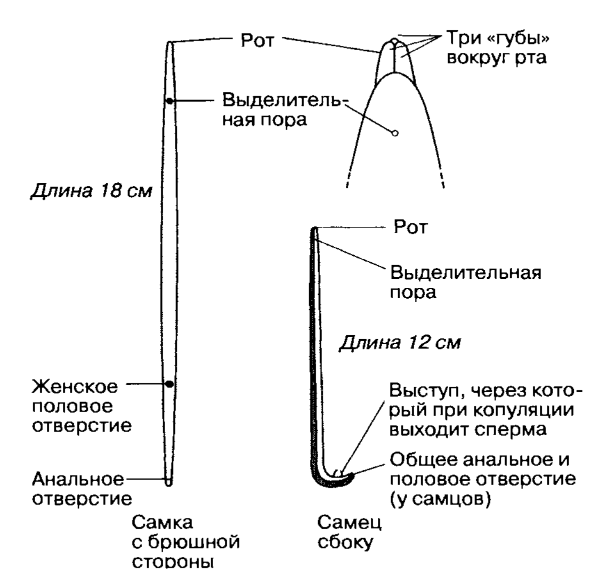


Рис. 2.52. Аскарида (Ascaris lumbricoides), широко распространенный паразит кишечника человека и свиней.

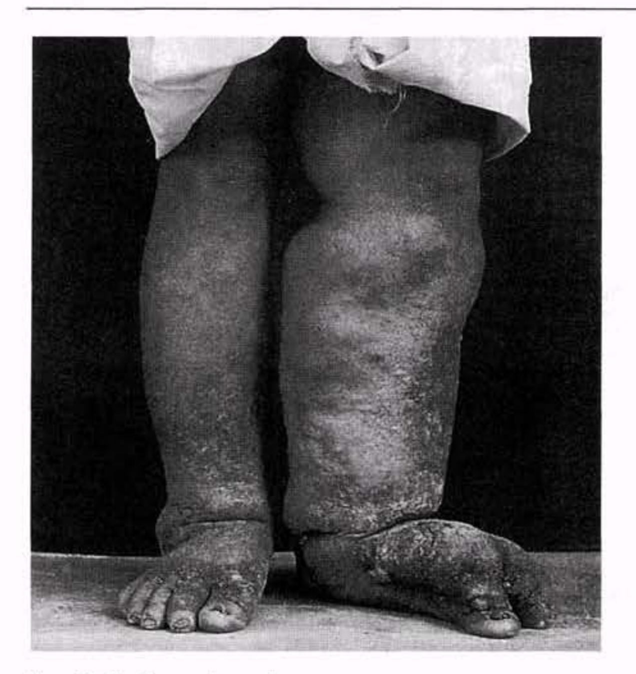


Рис. 2.53. Больной элефантиазом.

сти к непроходимости кишечника. Яйца аскариды, выделяющиеся наружу с фекалиями, очень устойчивы и не теряют жизнеспособности годами. Самец аскариды мельче самки, и задний конец у него более закручен. Другая хорошо известная паразитирующая нематода — *Wuchereria bancroftii* — поражает лимфатическую систему, вызывая слоновую болезнь (элефантиаз) (рис. 2.53). Ноги при этой болезни чрезмерно увеличиваются, становясь похожими на ноги слона. Нематоды могут поражать и растения, включая самые различные зерновые.

2.8.5. Тип Annelida (аннелиды, или кольчатые черви)

Систематика и характерные признаки кольчатых червей приведены в табл. 2.16, примеры различных аннелид — на рис. 2.54. Две из них, *Nereis* и *Lumbricus* рассматриваются ниже более подробно. Аннелиды — целомические животные.

Таблица 2.16. Систематика типа Annelida (аннелиды, или кольчатые черви)

Тип Annelida

Характерные признаки
Тело трехслойное, имеется целом
Двусторонняя симметрия
Метамерия
Перед ротовым отверстием расположен простомиум — напоминающий губы вырост переднего сегмента
Хорошо выражена кутикула (наружная оболочка)
На теле имеются щетинки — волосовидные структуры, образованные хитином и расположенные посегментно (за исключением пиявок)*

Класс Polychaeta (многощетинковые)	*Класс Oligochaeta (малощетинковые, или дождевые черви)*	*Класс Hirudinea (пиявки)*
Морские животные	Обитают в пресных водоемах или во влажной почве	Эктопаразиты; на переднем и заднем концах тела имеются присоски
Четко обособлена голова	Голова обособлена слабо	Голова обособлена слабо
На боковых выростах тела, называемых параподиями, имеются многочисленные щетинки*	Щетинок мало; они расположены парами или по одной; параподий нет*	Сегментов тела немного и их число постоянное; щетинок и параподий нет*
Пояска нет	Имеется поясок, секретирующий материал для кокона, в который откладываются яйца	Пояска нет
ПРИМЕРЫ: *Arenicola* (пескожил) *Nereis* (нереис)	ПРИМЕР: *Lumbricus* (дождевой червь)	ПРИМЕР: *Hirudo* (пиявка)

* Диагностические признаки

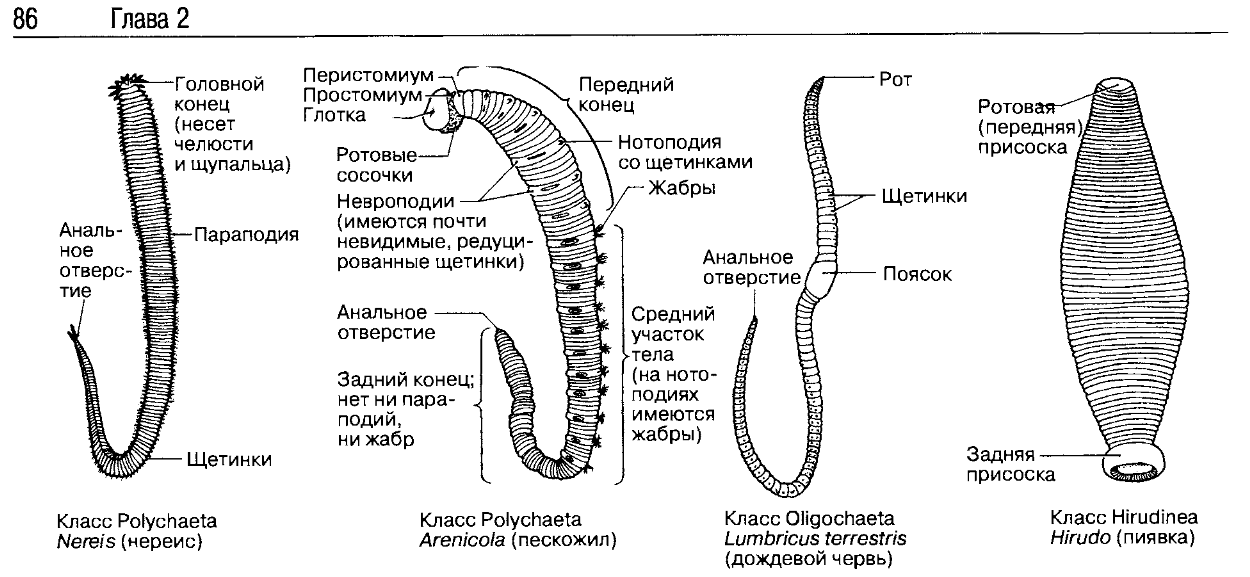


Рис. 2.54. *Разнообразие аннелид.*

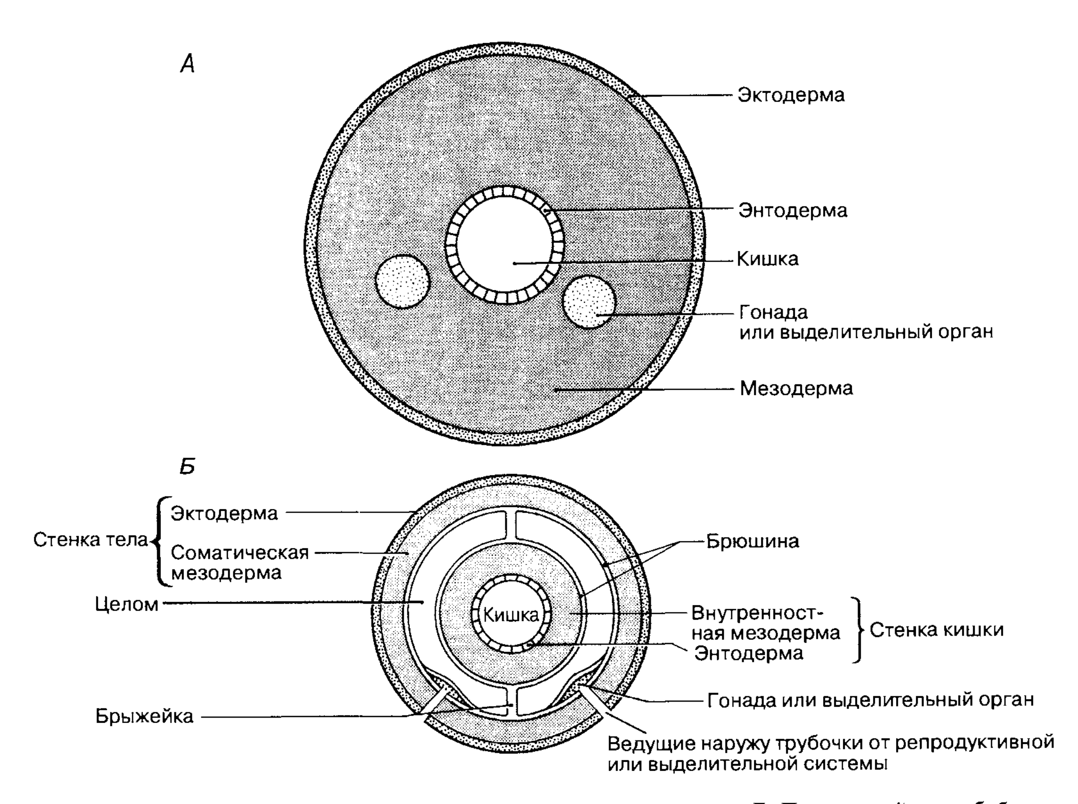


Рис. 2.55. *А. Поперечный срез обобщенного ацеломического животного. Б. Поперечный срез обобщенного целомического животного.*

Целомический тип строения тела

Как мы уже видели, у плоских червей мезодерма полностью заполняет пространство между листками эктодермы и энтодермы, образуя плотный средний слой. Строение тела, при котором нет целома, называют **ацеломическим** (рис. 2.55, *А*).

У аннелид и более высокоорганизованных групп животных развивается полость тела, называемая **целомом**. Он возникает как щель в мезодерме в процессе эмбрионального развития. Образующаяся при этом полость заполняется целомической жидкостью, разделяя мезодерму на два листка — **соматический**, обращенный наружу, и **внутренностный**, обращенный внутрь (рис. 2.55, *Б*). Соматическая мезодерма, соединившись с эктодермой, образует стенку тела. Внутренностная мезодерма, соединяясь с энтодермой, образует мускульную стенку кишечника. Таким образом, целом отделяет стенку тела от стенки кишечника.

Основная часть мезодермы, выстилающая целом, развивается в мышцы; мышцы, составляющие стенку тела, обеспечивают локомоцию животного, а мышцы стенки кишечника — перистальтику последнего. Транспорт веществ от стенки тела к стенке кишечника (и наоборот) осуществляется по сосудам хорошо развитой кровеносной системы. Обратите внимание, что полость кишечника находится в энтодерме. Выстилка целома называется **брюшиной**. Участки брюшины, соединяющие стенку кишечника со стенкой тела называются **брыжейками**. Любые органы, выдающиеся в цело́м, например репродуктивные или выделительные органы, удерживаются брюшиной (рис. 2.55, *Б*).

Биологическое значение целома

1. Поскольку целом отделяет кишечник от стенки тела, движения мышц стенки тела, ассоциированные с локомоцией животного, способны происходить независимо от движений кишечной стенки (перестальтика), проталкивающих пищу через кишечник и способствующих ее перемешиванию. В результате интенсивность локомоции животного возрастает, и происходит дифференцировка различных частей кишечника, способных выполнять различные функции. В желудке, например, происходит перемешивание пищи, что в свою очередь дает возможность разнообразить диету.
2. Целом — полость, в которой те или иные органы могут расти, развиваться и функционировать независимо друг от друга.
3. Наличие целома способствует увеличению размеров тела и сложности его строения, что порождает дополнительные проблемы, связанные с процессами транспорта и координации. Пища, например, переваривается в кишечнике, но клетки тела отделены от кишечника целомом. Сходным образом, кишечник находится на некотором расстоянии от поверхности тела, через которую происходит газообмен. По мере увеличения размеров тела увеличиваются и перечисленные проблемы, как уже говорилось в разд. 2.8.3, и в результате возникает необходимость в системе транспорта. Поэтому у всех целомических животных появилась сосудистая **кровеносная система**, представляющая собой систему трубок. **Кровь** — это жидкая ткань, циркулирующая по всему телу животного за счет сокращения мышечных волокон, расположенных в стенках кровеносных сосудов или за счет работы сердца. Благодаря наличию в сосудах и в сердце клапанов кровь течет лишь в одном направлении. Более высокая сложность требует и более сложной координации, а следовательно, и более сложной нервной системы. Одним из последствий этого направления эволюции явилась **цефализация**, т. е. развитие головы (см. также ниже — размеры тела и соотношение площадь его поверхности:объем).
4. У аннелид целом несет и дополнительную специализированную функцию — функцию **гидростатического**, т. е. жидкого скелета. Скелет выполняет три главные функции, а именно функции опоры, защиты и локомоции. Поскольку целомическая жидкость, как и всякая другая жидкость, не сжимается, сокращения мышц могут приводит к изменению формы червя, но не его объема. При локомоции определенные части тела становятся попеременно то длинными и тонкими, то короткими и толстыми — в зависимости от того, какая группа мышц оказывает давление на целомическую жидкость. За-

щитная роль целома обеспечивается способностью жидкости быстро и равномерно распределять внешнее давление по всем направлениям.

5. Целомическая жидкость может участвовать в транспорте питательных веществ, продуктов обмена и респираторных газов, хотя главную роль в выполнении этих функций играет система кровеносных сосудов.

Метамерия

Еще одним эволюционным преимуществом в развитии целомических животных явилась **метамерия**, или **сегментация**, — уровень организации, при котором тело животного поделено поперечными перегородками на несколько одинаковых частей, или сегментов. Иными словами, тело животного представляет собой длинный ряд расположенных друг за другом одинаковых сегментов. Сегментация начинается в мезодерме, но обычно охватывает и мезодермальные, и эктодермальные участки тела.

Наиболее четко метамерия проявляется у кольчатых червей (аннелид), у которых это деление хорошо видно снаружи (перетяжки по всей длине тела). Внутренние сегменты отделяются друг от друга перегородками (септами), проходящими через целом. В каждом сегменте имеется свой собственный набор мышц, кровеносных сосудов, нервных клеток, а у некоторых групп и репродуктивных органов. Однако даже у аннелид сегменты не полностью независимы друг от друга, поскольку и нервная и особенно кровеносная системы должны проходить по всей длине тела животного.

Как только сегментация и основной план строения каждого сегмента эволюционно закрепились, появилась возможность для дальнейших эволюционных изменений в пределах отдельных сегментов или их небольших групп, а также возможность для более узкой специализации и разделения труда у различных частей тела. Это происходит несколькими путями. Различные функции могут выполняться разными сегментами; возможно также слияние сегментов, как это произошло при цефализации, когда несколько сегментов сливаются для формирования головы; возможна даже потеря некоторых сегментов, что наблюдается у членистоногих. Как мы увидим далее (разд. 2.8.6), у членистоногих число сегментов уменьшилось, а сегментация внешне проявляется не так отчетливо, например в головогруди у ракообразных. Однако внутренняя сегментация у членистоногих выражена также отчетливо, как и у аннелид. У хордовых (разд. 2.8.9) наружная сегментация утрачена, но некоторые системы все еще сохраняют четкую сегментацию, например, миотомы (мышечные блоки) у зародышей и спинальные нервы.

Размеры и соотношение площадь поверхности:объем

Организмы с относительно высоким отношением площадь поверхности:объем могут полагаться на диффузию для удовлетворения своих транспортных нужд. Кислород, питательные вещества и продукты обмена, такие как диоксид углерода, могут диффундировать достаточно быстро, чтобы обеспечить выживание организма без каких-либо специальных транспортных систем. Диф-

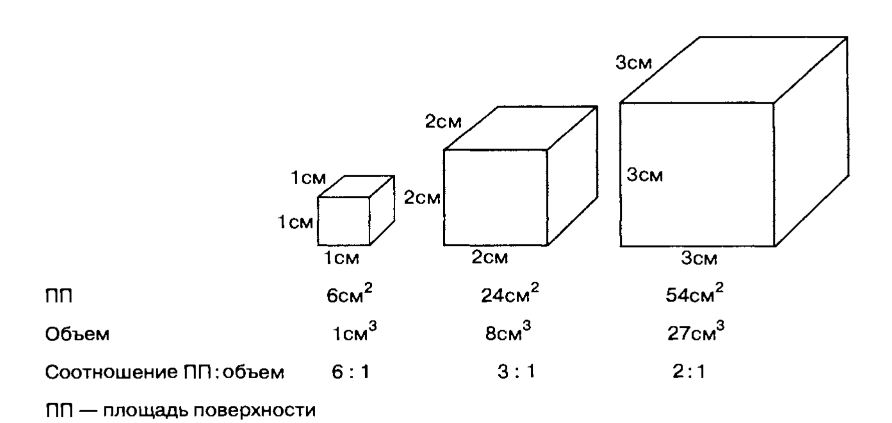


Рис. 2.56. Влияние увеличивающихся размеров тела на соотношение площадь поверхности:объем.

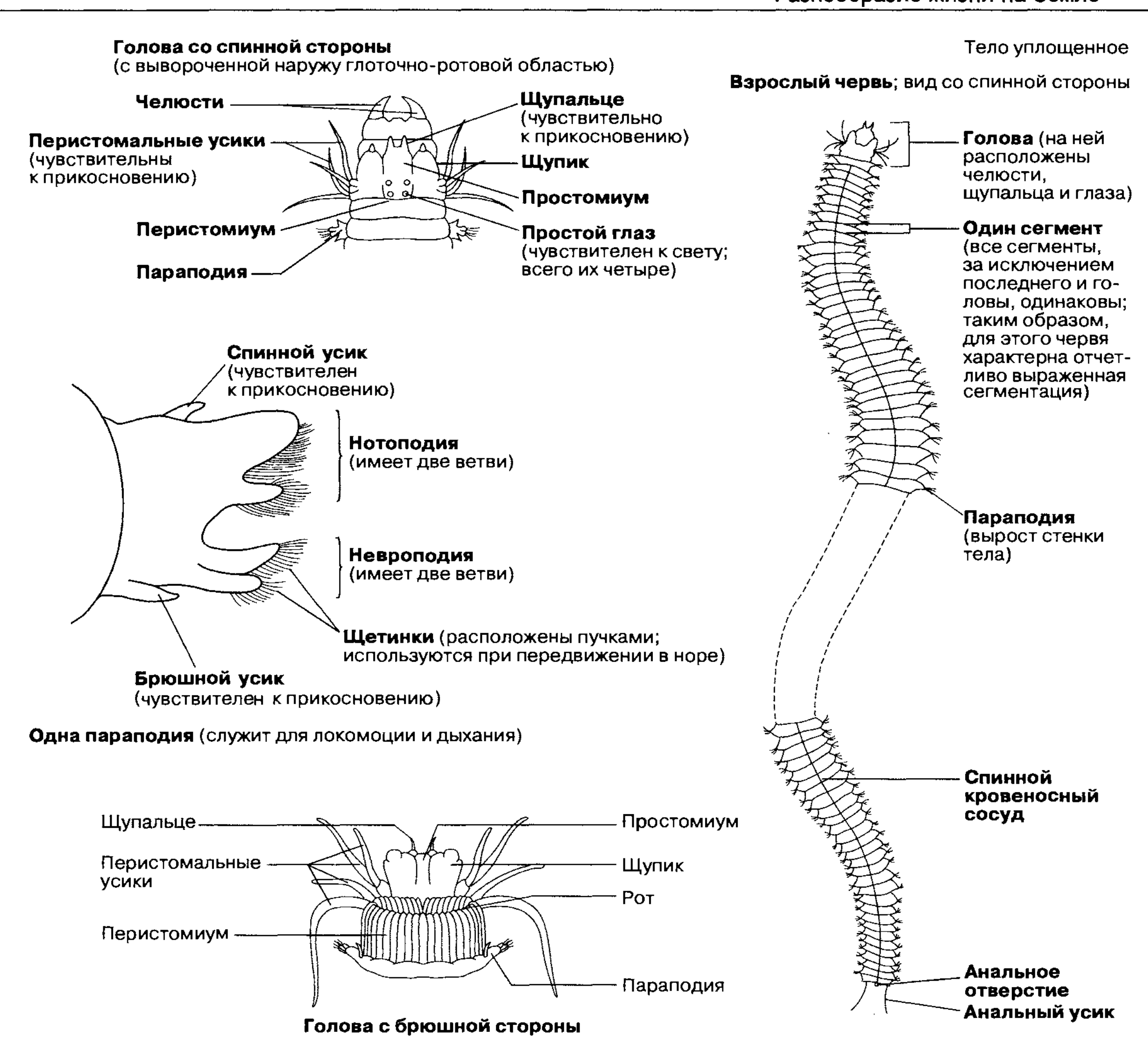


Рис. 2.57. Нереис (Nereis), многощетинковый червь.

фузия, однако, может обеспечить перенос веществ лишь на короткие расстояния. Между тем по мере увеличения размеров какого-либо тела объем увеличивается быстрее, чем площадь его поверхности, и в результате отношение площадь поверхности:объем уменьшается. Это легко проиллюстрировать на примере куба (рис. 2.56), но тот же принцип действует и в случае сферических тел, клеток и целых живых организмов. У плоских живых организмов при увеличении объема площадь поверхности остается высокой, что характерно для плоских червей. И у этих организмов диффузия вполне может удовлетворить все транспортные потребности. Однако целомическим животным необходимы специализированные системы для газообмена и транспортные системы.

Класс Polychaeta

Пескожил (*Arenicola*) обитает в приливно-отливной зоне, прорывая норы в песчаном или мягком илистом грунте (рис. 2.54). Нереис (*Nereis*) (рис. 2.57) обитает в эстуариях либо под камнями либо роет норки в илистом или илисто-песчаном грунте.

Сегментация тела *Nereis* отчетливо видна снаружи. Все сегменты, за исключением самых передних и задних, одинаковы. По бокам каждого сегмента расположены выросты, называемые

параподиями. Верхняя ветвь параподии называется **нотоподией**, нижняя — **невроподией** (рис. 2.57). От обеих этих структур (нотоподии и невроподии) отходит по две группы волосковидных **щетинок**. На каждой параподии имеются еще два дополнительных выроста — игловидные структуры, называемые **спинным** и **брюшным усиками**. Через поверхность параподии, обильно снабжаемой кровью, осуществляется газообмен. *Nereis* ползает, используя параподии как ласты. Этот червь может также и плавать благодаря согласованной работе параподий и мышц кожно-мускульного мешка, способного изгибаться. Тело *Nereis* окружено тонкой кутикулой. Пищеварительный канал тянется вдоль всего тела — от ротового отверстия до анального. Глотка у *Nereis* выдвижная. После того как червь проглотит жертву, глотка снова втягивается.

У *Nereis* имеется оформленная голова (рис. 2.57); такая четко выраженная цефализация типична для многощетинковых червей, но не для других аннелид. Голова состоит из двух отделов — переднего и заднего. Передний отдел, **простомиум**, образован первым сегментом, а задний — **перистомиум**, — вторым сегментом. На простомиуме расположена пара чувствительных щупалец (на дорсальной стороне) и две пары глаз, а от вентрально-латеральных участков отходит пара мясистых «щупиков», наделенных чувством осязания. Рот расположен между двумя отделами головы. От одного из них — перистомиума — отходят четыре пары длинных гибких усиков, также наделенных чувством осязания и несущих, кроме того, хеморецепторы, воспринимающие различные химические вещества и заменяющие животному органы вкуса и обоняния.

Класс Oligochaeta

Дождевой червь (*Lumbricus terrestris*) — животное с длинным цилиндрическим телом, достигающее в длину приблизительно 12–18 см (рис. 2.58). Передний его конец конусообразный, а задний сплющен в дорсо-вентральном направлении. И хотя дождевой червь живет на суше, он не смог до конца преодолеть все проблемы, связанные с наземным образом жизни. Спасаясь от высыхания, он живет под землей, прорывая нору во влажной почве, и покидает ее лишь по ночам, отправляясь на поиски пищи или полового партнера.

Различия во внешнем строении тела *Nereis* и дождевого червя обусловлены приспособлением последнего к наземному образу жизни. Тело до-

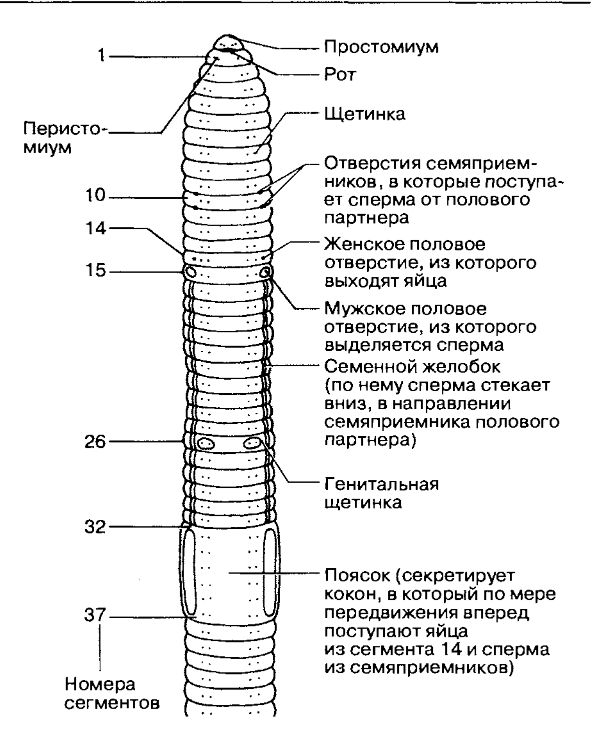


***Рис. 2.58.** Передний конец дождевого червя (вид с брюшной стороны).*

ждевого червя имеет обтекаемую форму и лишено каких-либо выростов, наличие которых могло бы препятствовать свободному передвижению червя в почве. Простомиум, расположенный над ртом, небольшой и округлый, чувствительных придатков на нем нет. Все сегменты, за исключением первого и последнего, несут по четыре пары щетинок; две из них расположены вентрально (на брюшной стороне), а две дорсо-латерально. Щетинки выходят из расположенных в стенке тела щитинковых мешков. Они могут втягиваться внутрь или выводиться наружу под действием специальных мышц. Щетинки облегчают передвижение червя по земле. Щетинки используются также и для защиты: цепляясь ими за стенки норы, он прочно удерживается в ней. Самые длинные щетинки, расположенные на сегментах 10–15, 26 и 32–37, используются при копуляции. Еще одна структура, используемая при копуляции, — **поясок**, расположенный на сегментах 32–37. Эпидермис пояска содержит множество железистых клеток, образующих на спинной и боковых поверхностях некоторое утолщение, напоминающее по форме седло. Поясок участвует в процессах копуляции и формирования кокона.

Ротовое и анальное отверстия червя расположены на противоположных концах тела. Дождевой червь питается детритом (фрагментами разлагающегося органического материала), который червь заглатывает вместе с почвой. Подавляющая часть поглощенной почвы проходит через кишечник и затем выбрасывается на поверхность почвы в виде характерных кучек.

Выделяющаяся через спинные поры целомическая жидкость и слизь, секретируемая железистыми клетками эпидермиса, постоянно увлажняют тонкую кутикулу. В результате предотвращается высыхание кутикулы, облегчается газообмен и создается своего рода смазка, облегчающая передвижение червя в почве. Именно через кутикулу происходит газообмен путем диффузии — процесс, зависимый от наличия в эпидермальном слое разветвленной сети капилляров.

Все сегменты, за исключением трех первых и одного последнего, несут по паре **нефридиев** — канальцев, выполняющих функции выделения и осморегуляции. Они открываются на поверхности тела порами.

Репродуктивная система дождевого червя, как и поведение, связанное с размножением, отличается большой сложностью, что, возможно, объясняется наземным образом жизни и необходимостью предохранять от высыхания гаметы и оплодотворенные яйца. *Lumbricus* гермафродит (т. е. у каждой особи имеются и мужские и женские репродуктивные органы). Контакт дождевых червей друг с другом происходит очень редко, но когда это происходит, спариваться могут две любые особи, поскольку обе они гермафродиты. В результате происходит взаимообмен спермой и оба червя оплодотворяются.

Половые органы дождевых червей сосредоточены на переднем конце тела. Внешние признаки, связанные с половым размножением, приведены на рис. 2.58. Спаривание и последующая откладка оплодотворенных яиц — процесс, очень сложный. Спаривающиеся особи располагаются рядом друг с другом во взаимно противоположных направлениях, так что голова одного из партнеров оказывается направленной в сторону хвостового отдела другого и наоборот.

2.8.6. Тип Arthropoda (членистоногие)

Систематика и характерные признаки членистоногих суммированы в табл. 2.17. По количеству видов тип Arthropoda самый многочисленный среди всех других. Более трех четвертых от общего числа всех известных видов — представители этого типа. На долю одних только насекомых приходится более половины всех известных видов. Членистоногие освоили все местообитания на суше и в воде.

Основной план строения тела членистоногих оказался чрезвычайно успешным, и в результате процесса, называемого **адаптивной радиацией**, от одной успешно эволюционировавшей предковой формы произошли разнообразные виды, заполнившие множество различных экологических ниш (гл. 26). У насекомых, например, в результате адаптивной радиации появились виды, приспособленные к полету, к жизни в норах, в воде, к паразитизму и т. п.

План строения тела у насекомых можно рассматривать как эволюционировавший план строения сегментированного тела аннелид. На этом примере отчетливо видно, как может быть использована метамерная сегментация. У древних членистоногих по всей длине тела располагались простые конечности, выполнявшие, вероятно, разнообразные функции, например, газообмен, добывание пищи, локомоция и распознавание разных сигналов. У современных членистоногих тенденция к более тонкой, по сравнению с аннелидами, специализации привела к появлению более сложных и более специализированных конечностей, с более выраженным разделением труда. В наружном строении сегментация все еще прослеживается, но число сегментов становится меньше, чем у аннелид.

Ниже мы рассмотрим другие важные особенности членистоногих. Они в сочетании с упомянутой выше эволюцией сегментации делают понятным их процветание.

ЭКЗОСКЕЛЕТ, ИЛИ КУТИКУЛА. Кутикула секретируется клетками эпидермиса. В состав кутикулы входит хитин — азотсодержащий полисахарид, очень напоминающий целлюлозу, которая служит опорным материлом клеточной стенки растений. Хитин отличается высокой прочностью на разрыв (его трудно разорвать, растягивая с двух концов). Связывание хитина с другими химическими соединениями может привести к изменению свойств экзоскелета. При добавлении минеральных солей, например (особенно солей кальция), экзоскелет может стать более твердым, как у ракообразных. Такое же действие оказывает и белок. Это создает возможность широкого разнообразия экзоскелетов по твердости, эла-

Таблица 2.17. Систематика типа Arthropoda (членистоногие)

Тип Arthropoda

Характерные признаки

Трехслойные целомические животные

Метамерия, двусторонняя симметрия

Хитиновый экзоскелет*, иногда с известковыми включениями; может быть жестким, прочным или гибким

Каждый сегмент, как правило, несет по паре членистых конечностей, выполняющих функцию движения, добывания пищи или органа чувств*

Целом в значительной степени редуцирован; значительная часть полости тела представлена гемоцелем

*Надкласс Crustacea (ракообразные)***	*Класс Insecta (насекомые)*	*Класс Chilopoda (губоногие)*	*Класс Diplopoda (двупарноногие)*	*Класс Arachnida (паукообразные)*
В основном водные	В основном наземные	В основном наземные	Наземные	Наземные
Головогрудь (четкой границы между головой и грудью нет)	Четко различимы голова, грудь и брюшко	Четко оформленая голова. Все остальные сегменты тела одинаковы	Четко оформленная голова. Все остальные сегменты тела одинаковы	Головогрудь (между головой и грудью четкой границы нет); грудь отделяется от брюшка узкой перетяжкой наподобие талии
Две пары антенн	Одна пара антенн	Одна пара антенн	Одна пара антенн	Антенн нет
По меньшей мере три пары ротовых частей	Обычно три пары ротовых частей	Одна пара ротовых частей (челюсти)	Одна пара ротовых частей (челюсти)	Настоящих ротовых частей нет, но одна пара придатков используется для захвата добычи и одна пара (щупики) несет сенсорные функции
Пара сложных глаз на стебельках	Пара сложных глаз и простые глазки	Глаза простые, сложные или отсутствуют	Глаза простые, сложные или отсутствуют	Только простые глазки (сложных глаз нет)
Придатки часто приспособлены для плавания, поскольку ракообразные преимущественно водные животные; число ног различно, иногда 10.	Три пары ног на грудных сегментах — по одной паре на каждом. На грудных сегментах (на втором и (или) на третьем) имеются также одна или две пары крыльев	Большое число ног, все одинаковые; по одной паре на сегмент	Большое число ног, все одинаковые; по две пары на сегмент	Четыре пары ходильных ног (сегменты 4—7)
Имеются личиночные формы	Жизненный цикл обычно включает метаморфоз — либо полный, либо неполный; имеются личиночные стадии	Личиночных форм нет	Личиночных форм нет	Личиночных форм нет
Газообмен обычно через жабры, представляющие собой выросты стенки тела или конечностей	У взрослых особей жабр нет. Газообмен происходит через трахеи (трубки, располагающиеся внутри тела)	Газообмен через трахеи	Газообмен через трахеи	Газообмен через «легочные» мешки или «жабры» или через трахеи.
ПРИМЕРЫ: *Daphnia* (водяная блоха) *Astacus* (речной рак). Кроме того, усоногие раки, креветки, омары, крабы, мокрица	ПРИМЕРЫ: *Periplaneta* (таракан) *Apis* (пчела) *Pieris* (капустная белянка) Также клопы, жуки, блохи, осы, мухи, стрекозы, термиты, саранча, уховертки	Главным образом хищные ПРИМЕР: *Lithobius* (многоножки)	Главным образом, травоядные ПРИМЕР: *Julus* (кивсяк)	ПРИМЕРЫ: *Scorpio* (скорпион) *Epeira* (паук-паутинопряд) Различные клещи

* Диагностические признаки

** В этот надкласс входит много классов

стичности и жесткости. Гибкость кутикулы играет важную роль в суставах. Наличие экзоскелета создает следующие преимущества:

1) он служит опорой, особенно на суше;
2) к внутренней поверхности экзоскелета прикрепляются мышцы, в частности те, которые участвуют в локомоции, включая полет;
3) служит защитой от физических повреждений;
4) покрывающий кутикулу восковой слой, вырабатываемый специальной железой в эпидермисе, предотвращает высыхание в наземных местообитаниях;
5) способность насекомых к полету, как и способность блох и саранчи к прыжкам, зависят от наличия в экзоскелете очень эластичного белка;
6) экзоскелет имеет низкую плотность, что очень важно для летающих животных;
7) наличие кутикулы создает возможность появления гибких суставов между сегментами;
8) экзоскелет может видоизменяться, образуя твердые челюсти, способные кусать, дробить, сосать (рис. 2.61, *Б*) или размельчать пищу;
9) местами экзоскелет может быть прозрачным, что обеспечивает проникновение света в глаза и возможность маскировки в воде.

Наличие экзоскелета сопряжено с двумя неблагоприятными последствиями.

1. Ограничены окончательные размеры тела, поскольку, как уже говорилось в предыдущем разделе, по мере увеличения размеров тела соотношение площадь поверхности: :объем снижается. Размеры экзоскелета зависят от площади поверхности, тогда как масса животного зависит от объема. Членистоногое размером со слона либо было бы неспособно поддерживать свою собственную массу, либо экзоскелет должен был бы быть столь массивным, что животное не смогло бы сдвинуться с места. (Другое важное ограничение, накладываемое на размеры насекомых, связано с механизмом дыхания, осуществляемого главным образом путем диффузии кислорода через специальные трубочки, называемые трахеями. Самые крупные из современных насекомых — это палочники, достигающие в длину примерно 30 см, а у самых крупных из жуков, таких как жук геркулес, масса достигает 100 г, т. е. массы мыши.)

2. Экзоскелет ограничивает рост животного. Проблема эта преодолевается периодическими линьками (экдизисом). Однако, пока кутикула не затвердеет, животное весьма уязвимо для хищников, поэтому до окончания линьки насекомые обычно прячутся в убежищах.

ЧЛЕНИСТЫЕ ПРИДАТКИ. Слово «arthropoda» в буквальном смысле означает «членистая нога». Членистые придатки являются одним из наиболее очевидных признаков членистоногих. Эти придатки используются для выполнения множества различных функций, таких, например, как питание, локомоция или восприятие различных сигналов (рис. 2.59).

ГЕМОЦЕЛЬ. У членистоногих и моллюсков целом в процессе развития почти полностью заменяется другой полостью, называемой **гемоцелем** (рис. 2.60). Гемоцель развивается из полостей сосудов кровеносной системы и поэтому наполнен кровью. Кровь у членистоногих обычно циркулирует по гемоцелю и нескольким связанным с ним сосудам. Большая часть органов непосредственно омывается кровью. Целом все еще присутствует, но он очень мал и ограничен полостями, в которых расположены органы выделения и репродуктивные пути. Высокое отношение объема крови к объему тела у членистоногих позволяет им поддерживать высокий уровень обмена веществ, что в свою очередь обусловливает очень высокую активность этих животных. Однако опасность потери крови при повреждении очень велика.

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ЧАСТЕЙ ТЕЛА. Разделение труда, которое у членистоногих выражено значительно сильнее, чем у аннелид, содействовало развитию четко оформленных частей тела, а именно **головы** и во многих случаях **груди** и **брюшка**. На голове расположены сенсорные рецепторы, такие как глаза и антенны, а также придатки, помогающие добывать пищу. У животных с двусторонней симметрией передний конец (голова) первым из всех частей тела приходит в контакт с новым ок-

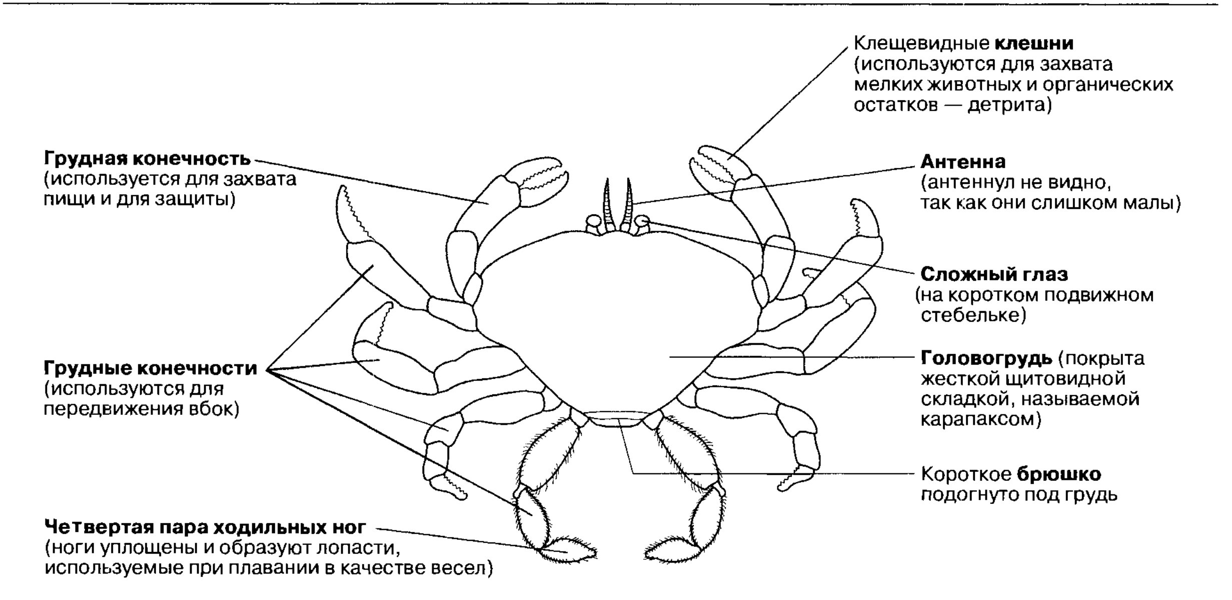


Рис. 2.59. *Травяной краб (Carcinus maenas). Вид сверху. Широко встречается на скалистых берегах и в приливной полосе. Раздельнополый. Голова, слившись с грудью, образует головогрудь. Первые три пары грудных ног, называемых максиллоподами или ногочелюстями, участвуют в захвате пищи. На рисунке их нет, так как со спины они не видны. Обратите внимание, что ноги членистые.*

ружением. Именно по этой причине передний конец претерпел специализацию. У членистоногих мозг значительно крупнее, чем у аннелид, и цефализация выражена у них значительно сильнее.

ПОЛЕТ. Насекомые в процессе эволюции приобрели способность к полету, что резко повысило их возможности находить пищу и спасаться от врагов (рис. 2.61).

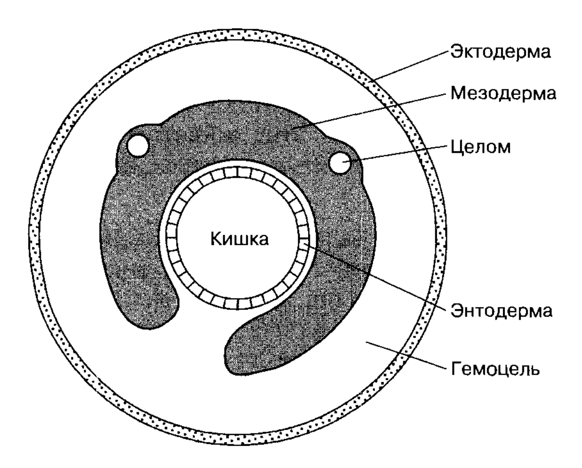


Рис. 2.60. *План строения тела у животных с гемоцелем (сравните с рис. 2.55).*

Жизненные циклы насекомых

Жизненные циклы насекомых очень разнообразны и часто необычайно сложны. Для многих насекомых характерно развитие с **метаморфозом** (греч. metamórphōsis — превращение). Метаморфоз — это глубокие изменения формы или строения животного, происходящие на протяжении его жизненного цикла. У наиболее примитивных групп насекомых личиночные стадии часто напоминают взрослых насекомых **(имаго)**. Как правило, каждая последующая стадия (**нимфа**, или **возраст)** становится все более и более похожей на взрослое насекомое. Такой тип развития называется **постепенным** или **неполным метаморфозом**. Примером насекомого с жизненным циклом такого типа служит саранча.

У групп, появившихся на более поздних стадиях эволюции, личиночные стадии резко отличаются от взрослых насекомых. Последняя линька приводит у них к образованию куколки, внутри которой происходит метаморфоз с образованием тканей взрослого насекомого за счет компонентов разрушающихся личиночных тканей. Такой тип превращения называется **голометаболическим** или **полным метаморфозом**. Пример жизненного цикла такого типа приводится на рис. 2.62.

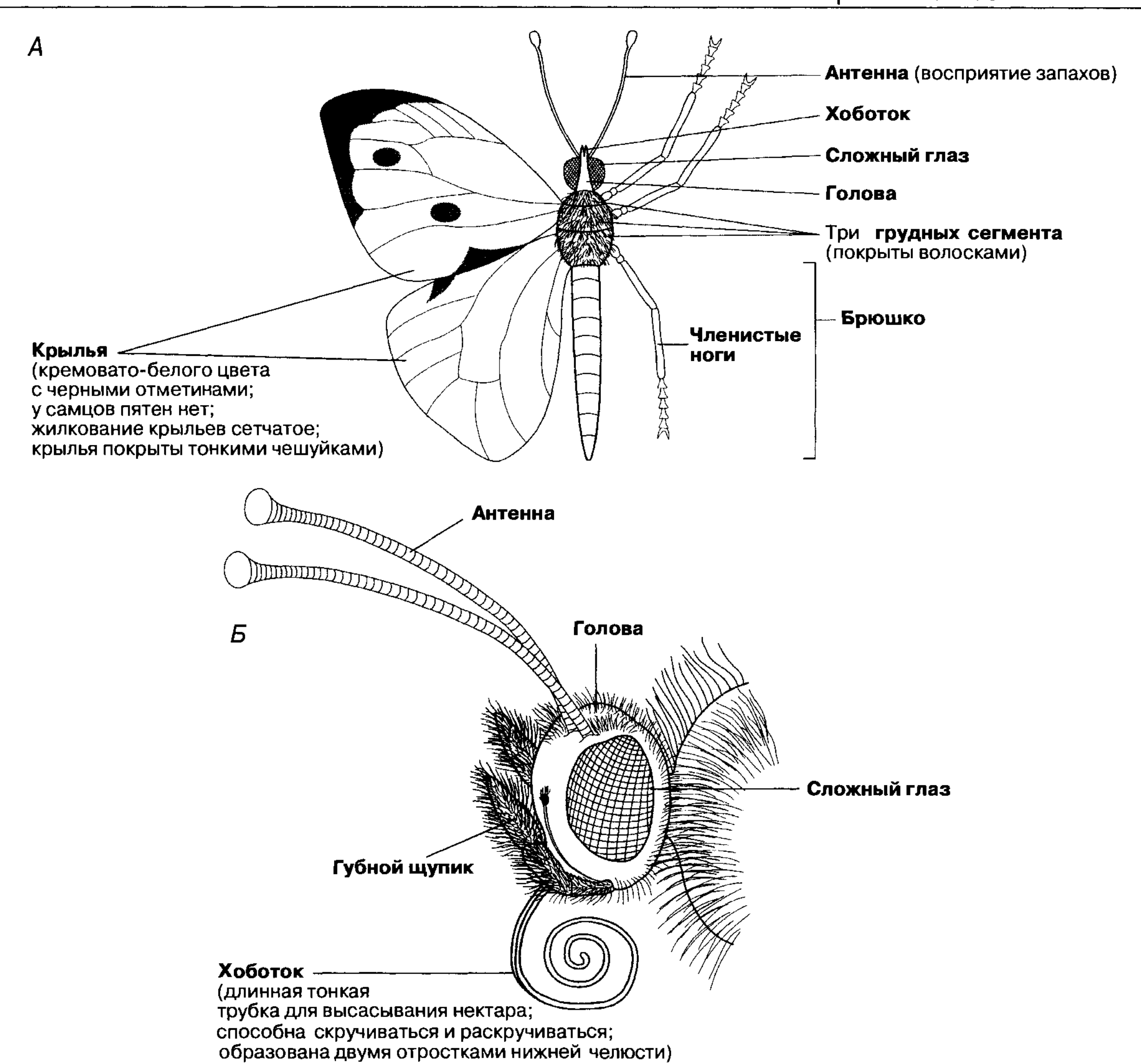


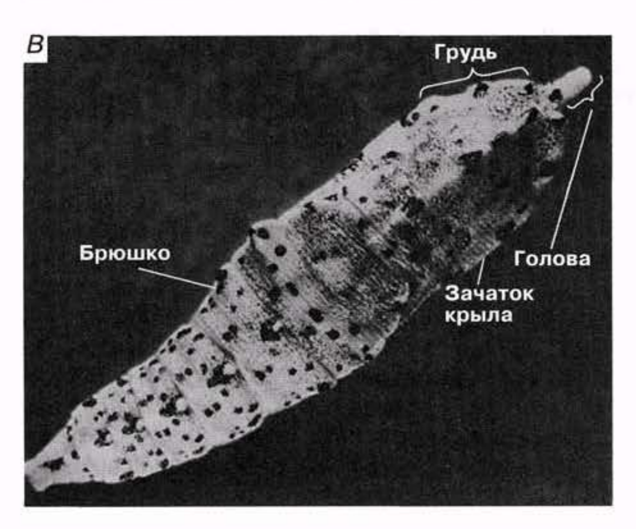
Рис. 2.61. А. Представитель насекомых — капустная белянка (Pieris brassicae). Вид с дорсальной стороны; крылья показаны на одной стороне, конечности — на другой. Крылья имеют второй и третий грудные сегменты, конечности — все три грудных сегмента. Пары дыхалец, отверстий, ведущих в трахеи (респираторные, или дыхательные, трубочки), расположены на первом грудном сегменте и на первых восьми брюшных сегментах. Б. Детали строения головы капустной белянки.

Благодаря метаморфозу ювенильные и взрослые формы получают возможность жить в разных местообитаниях и использовать разные пищевые ресурсы, т. е. занимать различные экологические ниши, что снижает конкуренцию между этими формами. Нимфы стрекоз, например, живут в воде, питаются водными насекомыми, а газообмен у них осуществляется через жабры, тогда как взрослые стрекозы, живущие в воздушной среде, питаются наземными насекомыми, а газообмен осуществляется у них через трахеи. Сходным образом, гусеницы чешуекрылых (дневных и ночных бабочек) питаются в основном листьями, и ротовые части у них грызущего типа, взрослые же бабочки питаются нектаром и ротовые части у них сосущего типа.

Коль скоро у насекомого полностью сформировались крылья, линька становится невозможной, и оно перестает расти.







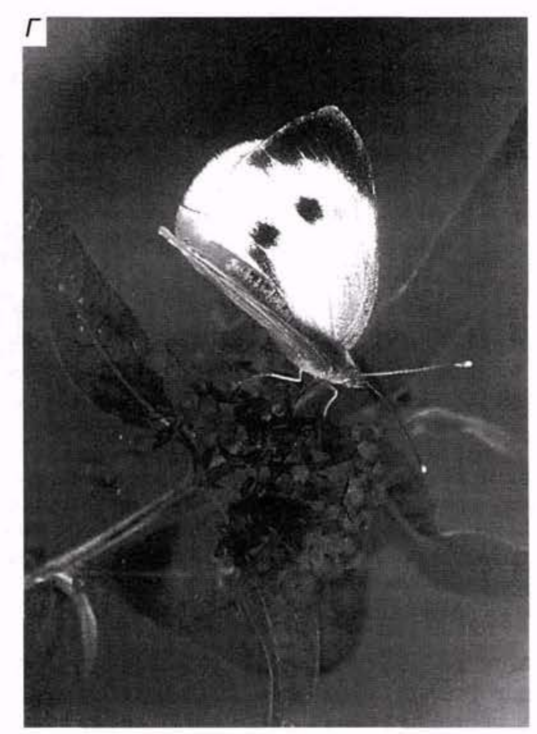
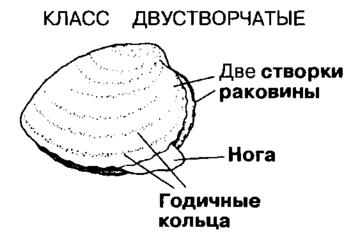


Рис. 2.62. Жизненный цикл капустной белянки — представителя насекомых отряда Lepidoptera, или чешуекрылых (дневные и ночные бабочки). А. Схематическое изображение жизненного цикла (пример полного метаморфоза). Б. Личинки (гусеницы) на листе капусты. В. Куколка. Г. Имаго (взрослая самка, питающаяся на кусте будлеи).

2.8.7. Тип Mollusca (моллюски)

Систематика и характерные признаки типа Mollusca суммированы в табл. 2.18 (рассмотрены данные только для трех из шести классов). Этот тип объединяет различные группы организмов, включая медленно ползающих улиток и слизней, относительно оседлых двустворчатых, таких как съедобные морские моллюски розинька, венерка и др., и очень подвижных головоногих (рис. 2.63).





Одна пара **длинных щупалец** с присосками только на концах для схватывания жертвы (очень подвижны; молниеносная реакция на жертву)

КЛАСС ГОЛОВОНОГИЕ (кальмар)

Плавник (волнообразные движения плавника служат для медленного передвижения или изменения направления)

Присоски

Мантия (толстая, мускульная оболочка; служит защитой животному и главным плавательным органом)

Большой глаз

Голова

Одно из восьми **коротких щупалец**; (снабжены присосками; помогают удерживать жертву)

Рис. 2.63. Разнообразие моллюсков.

Таблица 2.18. Систематика и характерные признаки типа Mollusca (моллюски)

Тип Mollusca

Характерные признаки

Несегментированные трехслойные целомические животные

Обычно двусторонне-симметричные

Тело мягкое и мясистое, подразделяется на голову, вентральную мускульную ногу и дорсальный внутренностный горб*

Кожа (мантия), покрывающая горб, секретирует известковую раковину

Основная полость тела — гемоцель

Конечностей нет

Класс Gastropoda (брюхоногие)	*Класс Pelycopoda (двустворчатые)*	*Класс Cephalopoda (головоногие)*
Наземные, морские и пресноводные	Водные	Водные. Самые крупные и наиболее сложно организованные моллюски
Асимметричные	Двусторонняя симметрия	Двусторонняя симметрия
Раковина цельная, как правило, закрученная из-за вращения горба в процессе роста	Раковина состоит из двух соединенных между собой половин, называемых створками (отсюда и термин «двустворчатые». Тело заключено в створки и сплюснуто с боков)	Раковина внутренняя, часто редуцирована или отсутствует

Таблица 2.18. Продолжение

Класс Gastropoda (брюхоногие)	*Класс Pelycopoda (двустворчатые)*	*Класс Cephalopoda (головоногие)*
Большая плоская нога используется для локомоции	Нога небольшая; часто используется для зарывания в песок или ил	Адаптированы к быстрому плаванию. Нога модифицирована, образует часть головы и щупальца
Голова, глаза и чувствительные щупальца	Голова очень маленькая, щупалец нет	Хорошо развитая голова несет щупальцы с присосками; хорошо развиты глаза
Радула (терка) — языкообразная структура, используемая для соскребывания и перемалывания пищи	Фильтраторы	Радула и роговая челюсть
Анальное отверстие на переднем конце тела	Анальное отверстие на заднем конце тела	Анальное отверстие на заднем конце тела
ПРИМЕРЫ: *Helix aspersa* (сухопутная улитка) *Patella* (морское блюдечко) *Buccinum* (трубач) *Limax* (слизень)	ПРИМЕРЫ: *Mytilus edulis* (морская съедобная мидия) *Ostrea* (устрицы)	ПРИМЕРЫ: *Sepia officinalis* (каракатица) *Loligo* (кальмар) *Octopus vulgaris* (осьминог)

* Диагностический признак

Этот тип насчитывает более 80 000 ныне живущих и около 35 000 ископаемых видов; по своей численности моллюски занимают второе место, уступая только членистоногим. Один из моллюсков — гигантский кальмар — является самым крупным беспозвоночным, масса которого оценивается в несколько тонн, а длина составляет 16 м.

Формирование защитной раковины и использование жабр или легких для газообмена позволили моллюскам освоить как водные, так и наземные местообитания и заселить самые разнообразные экологические ниши. Однако при движении раковина может служить помехой, и у наиболее подвижных моллюсков раковина либо редуцировалась, либо исчезла совсем.

2.8.8. Тип Echinodermata (иглокожие)

Известно свыше 6000 видов иглокожих. Слово «echinodermata» буквально означает «колючая кожа»; у большинства иглокожих на поверхности тела имеются твердые выросты — колючие или напоминающие бородавки. Все иглокожие — морские животные и ведут главным образом придонный образ жизни, встречаясь в прибрежной полосе и на морских отмелях. Для взрослых форм характерна пятилучевая симметрия (форма ради-

Таблица 2.19. Систематика и характерные признаки типа Echinodermata (иглокожие)

Тип Echinodermata

Характерные признаки

Трехслойные целомические животные
Обитают только в морях
Для взрослых форм характерна пятилучевая (пентамерная) радиальная симметрия*
Трубчатые ножки для локомоции*
Известковый экзоскелет
Головы нет. Рот обычно расположен на нижней (оральной) поверхности тела, анальное отверстие — на верхней (аборальной)

Класс Stelleroidea (морские звезды)	*Класс Echinoidea (морские ежи)*
Имеют форму уплощенной звезды	Шарообразные
Резкой границы между диском и лучами нет	Лучей нет
В стенке тела имеются немногочисленные известковые пластинки; иглы подвижны	Тело заключено в панцирь, образованный известковыми пластинками, скрепленными друг с другом неподвижно; способны преодолевать относительно большие расстояния
Иглы	
ПРИМЕР: *Asterias*	ПРИМЕР: *Echinocardium*

* Диагностический признак

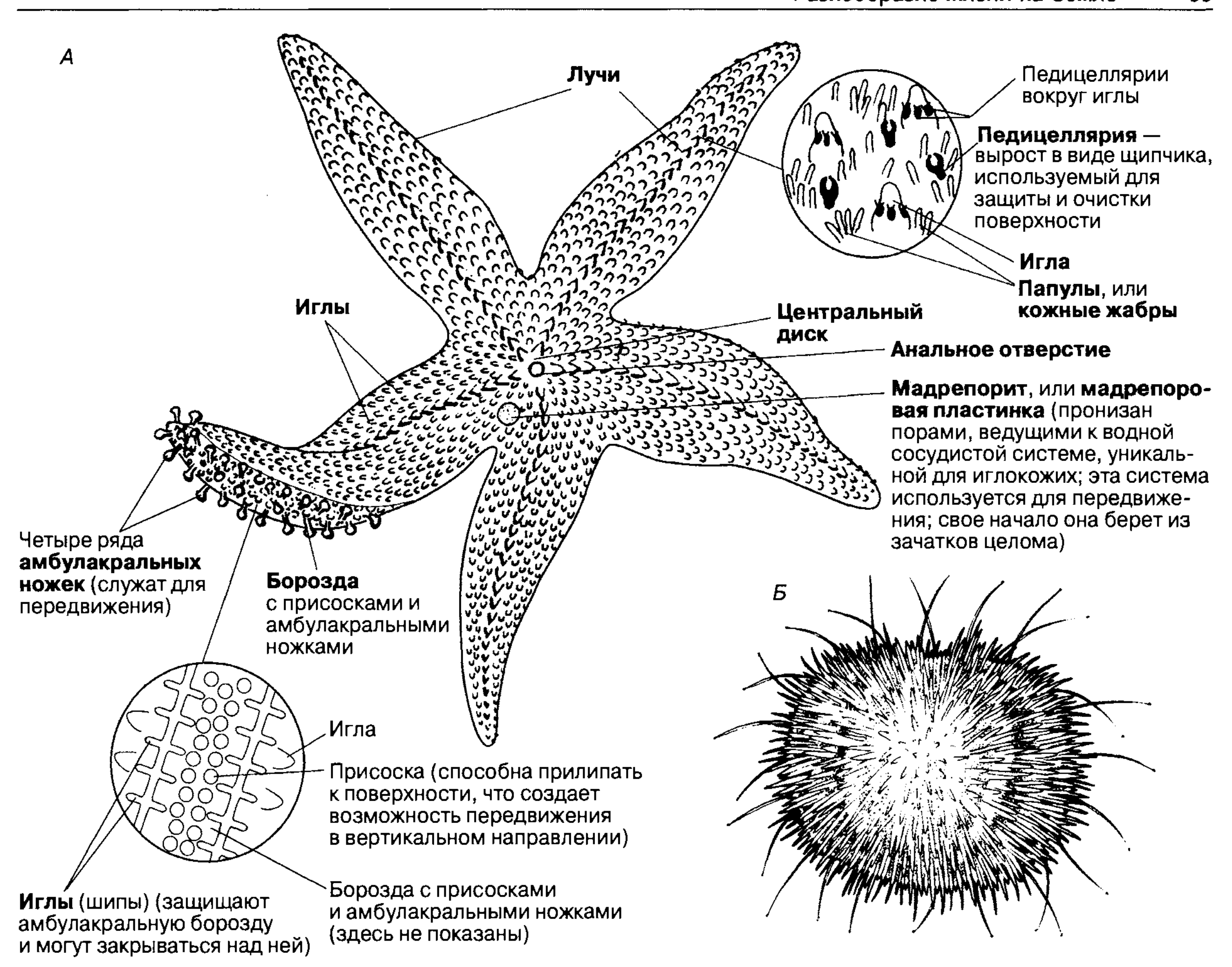


Рис. 2.64. А. Широко распространенная морская звезда Asterias. Один из лучей повернут так, чтобы была видна его нижняя сторона. В кружках рассматриваемые детали даны в увеличенном виде. Рот расположен в центре на нижней стороне, называемой оральной поверхностью. Верхняя сторона морской звезды называется аборальной поверхностью. Б. Echinocardium — сердцевидный морской еж.

альной симметрии), хотя их предки имели, согласно существующим представлениям, двустороннюю симметрию. Систематика и характерные признаки иглокожих приведены в табл. 2.19, а конкретные примеры — на рис. 2.64.

2.8.9. Тип Chordata (хордовые)

Систематика и характерные признаки типа Chordata суммированы в табл. 2.20. Главная отличительная особенность хордовых — это наличие продольного дорсального тяжа — **хорды**, которая располагается между спинной нервной трубкой и кишкой (рис. 2.65). Хорда служит внутренней опорой для тела и усиливает локомоторные способности животного. Хордовые, вероятно, произошли от плавающих личиночных форм своих древних предков. В виде, несколько напоминающем ее исходную форму, хорда имеется у некоторых сохранившихся до наших дней групп беспозвоночных хордовых. Однако в процессе эволюции у большинства хордовых она в основном заменилась костными позвонками, образующими **позвоночный столб**, или **позвоночник**. Животных с позвоночным столбом называют **позвоночными**, всех остальных — **беспозвоночными**.

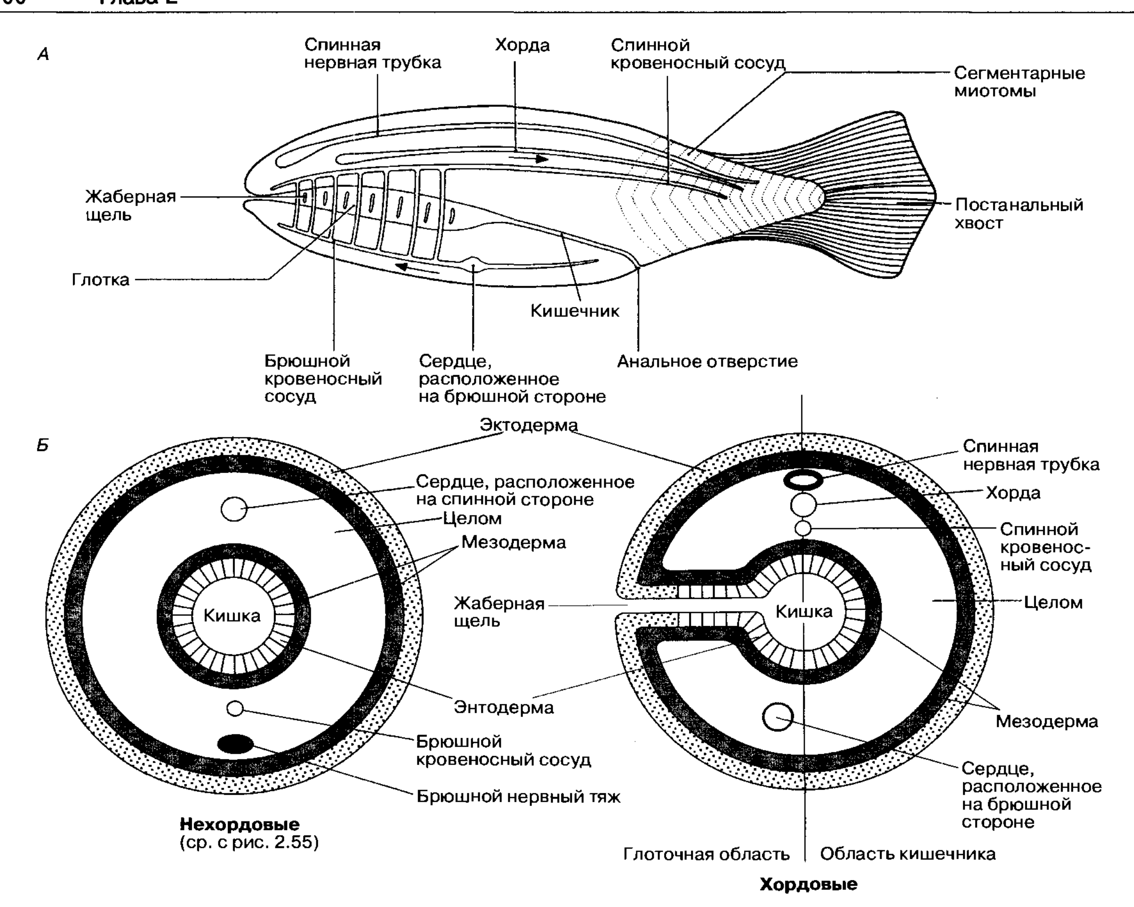


Рис. 2.65. А. Схема основного плана строения тела у хордовых. Б. Поперечные срезы нехордовых и хордовых целомических животных.

Таблица 2.20. Систематика и характерные признаки типа Chordata (хордовые)

Тип Chordata
Характерные признаки
На определенной стадии развития имеется хорда. Это упругий стержень, состоящий из плотно прилегающих друг к другу вакуолизированных клеток и покрытый прочной оболочкой* Трехслойные целомические животные Двусторонняя симметрия Имеются жаберные (висцеральные) щели (отверстия в глотке)* или дуги Полая нервная трубка* расположена дорсально Мышечные блоки (миотомы) расположены сегментарно и локализованы по бокам тела Постанальный хвост (начало хвоста расположено позади анального отверстия)* Конечности образуются более чем из одного сегмента тела*
Подтип Vertebrata (позвоночные)
Характерные признаки
У взрослых особей хорда заменяется позвоночным столбом — позвоночником (рядом позвонков, состоящих из кости или хряща)* Имеется хорошо развитая центральная нервная система, в том числе мозг,* защищенный черепом Внутренний скелет Жаберные щели немногочисленные Две пары плавников или конечностей*. С остальной частью скелета они соединяются с помощью тазового и плечевого поясов*.

Таблица 2.20. Продолжение

Класс Chondrichthyes (хрящевые рыбы)	*Класс Osteichthyes (костные рыбы)*	*Класс Amphibia (амфибии, или земноводные)*	*Класс Reptilia (рептилии, или пресмыкающиеся)*	*Класс Aves (птицы)*	*Класс Mammalia (млекопитающие)*
Кожа покрыта плакоидными (похожими на зубы) чешуями	Кожа покрыта циклоидной чешуей (тонкой, круглой, образованной костной тканью)	Нежная влажная кожа, через которую может происходить газообмен, снабжающий легкие кислородом. Чешуй нет	Кожа сухая, покрыта роговыми чешуями и костными щитками	Тело покрыто перьями, на ногах имеются роговые щитки	Тело покрыто волосами (шерстью); имеются два типа желез: сальные и потовые
Хрящевой скелет	Костный скелет	Костный скелет	Костный скелет	Костный скелет	Костный скелет
Парные мясистые грудные и брюшные плавники. Асимметричный хвостовой плавник помогает удерживаться на плаву (плавательного пузыря, необходимого для поддержания плавучести, нет)	Парные грудные и брюшные плавники поддерживаются костными лучами, обеспечивающими более высокую маневренность. Симметричный хвостовой плавник	Две пары пятипалых конечностей	Обычно имеются две пары пятипалых конечностей	Две пары пятипалых конечностей, передняя пара преобразована в крылья	Две пары пятипалых конечностей
Имеются типичные жаберные щели; с каждого бока их по пять	Четыре пары жаберных щелей открываются наружу отдельными отверстиями в глоточной области; отверстия все вместе покрыты костной жаберной крышкой (оперкулумом)	Жабры только у водных личинок (головастиков); у взрослых обычно наземных животных имеются легкие	Жабр никогда не образуется; дыхание легочное	Жабр никогда не образуется; дыхание легочное	Жабр никогда не образуется; дыхание легочное
		Жизненный цикл с метаморфозом от личинки к взрослому организму			
Наружного уха нет	Наружного уха нет	Наружного уха нет	Наружного уха нет	Наружного уха нет	Помимо среднего и внутреннего уха имеется наружное ухо

Продолжение табл. 2.20. на с. 102

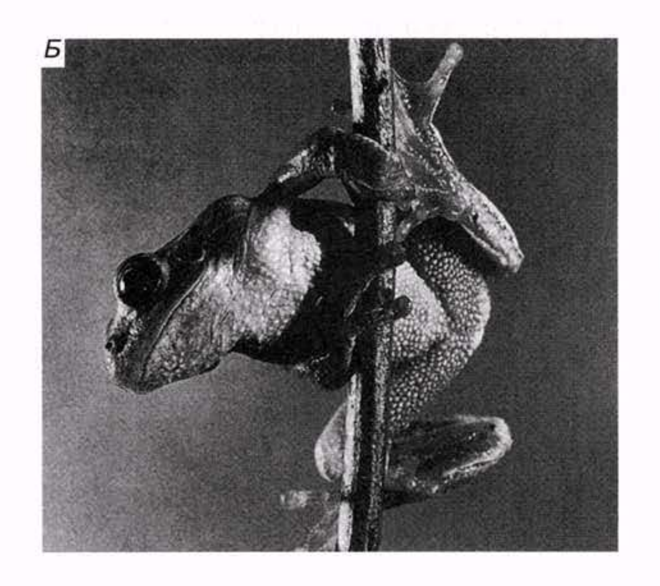
Таблица 2.20. Продолжение

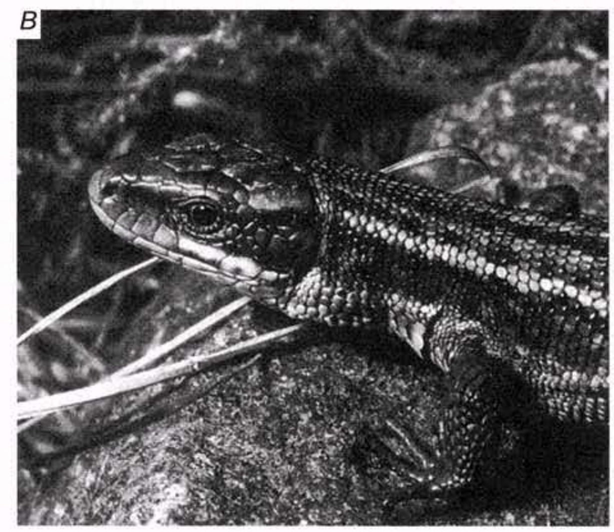
Класс Chondrichthyes (хрящевые рыбы)	*Класс Osteichthyes (костные рыбы)*	*Класс Amphibia (амфибии, или земноводные)*	*Класс Reptilia (рептилии, пресмыкающиеся)*	*Класс Aves (птицы)*	*Класс Mammalia (млекопитающие)*
Образуются яйцеклетки, оплодотворение внутреннее	Образуются яйцеклетки, оплодотворение наружное	Образуются яйцеклетки, оплодотворение наружное. Для размножения взрослые особи должны возвращаться в воду	Оплодотворенные яйца, содержащие желток, откладываются на суше либо вынашиваются до вылупления. Яйца покрыты кожистой оболочкой. Оплодотворение внутреннее	Все, как у рептилий, но яйца покрыты известковой скорлупой. Оплодотворение внутреннее	Зародыши развиваются в теле матери. У самки имеются молочные железы, продуцирующие молоко для вскармливания детенышей. Исключение составляют только два рода — утконос и ехидна, откладывающие яйца. Оплодотворение внутреннее
				Зубы исчезли и развился клюв	Различные типы зубов для выполнения различных функций
					Мышечная диафрагма между грудным и брюшным отделами
Пойкилотермные («холоднокровные»)	Пойкилотермные	Пойкилотермные	Пойкилотермные	Гомойотермные («теплокровные»)	Гомойотермные
ПРИМЕРЫ: *Scyliorhinus* (кошачья акула) Другие акулы и скаты	ПРИМЕРЫ: *Clupea* (сельдь)	ПРИМЕРЫ: *Rana* (лягушка) *Bufo* (жаба) Также тритоны и саламандры	ПРИМЕРЫ: *Natrix* (уж) *Crocodylus* (крокодил) Также ящерицы, аллигаторы, черепахи Динозавры (вымерли)	ПРИМЕРЫ: *Columba* (голубь) *Aquila* (орел)	ПРИМЕРЫ: *Homo* (человек) *Canis* (собака)

* Диагностические признаки

Рис. 2.66. А. Представитель костных рыб — сельдь (Clupea harengus). Парные грудные и брюшные плавники служат рулями глубины, регулирующими движения рыбы вверх и вниз. Непарные спинной и брюшной плавники служат рулями поворота, позволяющими рыбе изгибаться и менять направление движения. Б. Европейская квакша обыкновенная (древесница, Hyla arborea). В. Ящерица. Г. Синица лазоревка (Parus caeruleus). Д. Соня (Muscardinus avellinarius).


А
Дорсальная поверхность (более темная для маскировки)
Тело покрыто перекрывающимися чешуями
Спинной плавник
Симметричный хвостовой плавник
Глаз
Костные лучи
Ноздря
Рот
Жаберная крышка
Парный грудной плавник
Парный брюшной плавник
Непарный брюшной плавник
Анальное отверстие
Постанальный хвост
Хвост служит главной движущей силой


Б


В


Г


Д

Таблица 2.21. Краткий перечень некоторых эволюционно значимых ключевых признаков типов животных

Тип	*Радиальная симметрия*	*Двухслойность*	*Двусторонняя симметрия*	*Трехслойность*	*Целома нет*	*Целом есть*	*Гемоцель*	*Метамерия*
Cnidaria	•	•	×	×	–	–	–	–
Platyhelminthes	×	×	•	•	•	×	×	×
Nematoda	×	×	•	•	Полость тела развивается по-разному		×	×
Annelida	×	×	•	•	×	•	×	•
Arthropoda	×	×	•	•	×	•	•	•
Mollusca	×	×	•	•	×	•	•	×
Echinodermata	•	×	×	•	×	•	×	×
Chordata	×	×	•	•	×	•	×	•

Здесь мы рассмотрим лишь позвоночных хордовых. Это столь важная естественная группа, что ей присвоен статус подтипа (Vertebrata).

Основной план строения тела хордовых показан на рис. 2.65, *А* и *Б*, а репрезентативные примеры позвоночных — на рис. 2.66.

В табл. 2.21 приводятся эволюционно важные ключевые признаки различных животных.



ХИМИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ ЖИВОГО

3.1. Введение в биохимию

Изучение химии живых организмов, т. е. биохимии, тесно связано с общим бурным развитием биологии в XX в. Значение биохимии заключается в том, что она дает фундаментальное понимание физиологии, иными словами, понимание того, как работают биологические системы. Это в свою очередь находит применение в сельском хозяйстве (создание пестицидов, гербицидов и т. п.); в медицине (включая всю фармацевтическую промышленность); в различных бродильных производствах, которые поставляют нам широкий ассортимент продуктов, в том числе и хлебо-булочных изделий; наконец во всем, что связано с пищей и питанием, т. е. в диететике, в технологии производства пищевых продуктов и в науке об их хранении. С биохимией связано и появление ряда новых перспективных направлений в биологии, таких как генная инженерия, биотехнология или молекулярный подход к изучению генетических болезней.

Биохимия играет также важную объединяющую роль в биологии. При рассмотрении живых организмов на биохимическом уровне чаще бросаются в глаза не столько различия между ними, сколько их сходство.

3.1.1. Элементы, содержащиеся в живых организмах

В земной коре встречается около 100 химических элементов, но только 16 из них необходимы для жизни (табл. 3.1). Наиболее рас-

Таблица 3.1. Элементы, встречающиеся в живых организмах*

Главные элементы органических молекул	*Ионы*	*Микроэлементы*	
H (водород)	Na^+ (натрий)	Mn (марганец)	B (бор)
C (углерод)	Mg^{2+} (магний)	Fe (железо)	Al (алюминий)
N (азот)	Cl^- (хлор)	Co (кобальт)	Si (кремний)
O (кислород)	K^+ (калий)	Cu (медь)	V (ванадий)
P (фосфор)	Ca^{2+} (кальций)	Zn (цинк)	Mo (молибден)
S (сера)			I (иод)

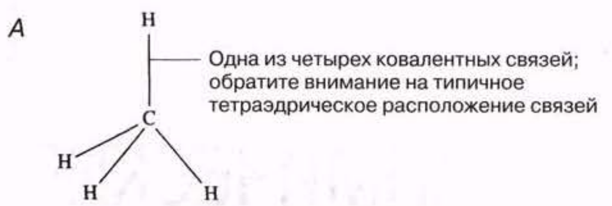
* Порядок расположения атомов в каждом столбце определяется их атомными номерами, а не относительным содержанием. Элементы, перечисленные в трех первых столбцах, встречаются во всех организмах. (По A L. Lehninger, Biochemistry, Worth. N.Y. 1970.)

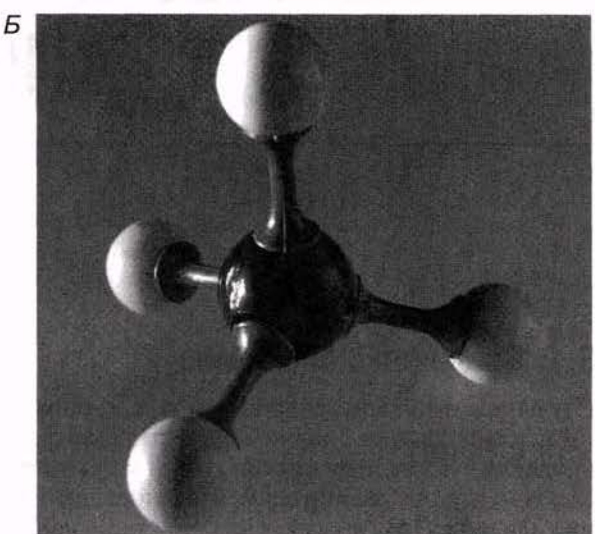
пространены в живых организмах (в порядке убывающего числа атомов) четыре элемента: водород, углерод, кислород и азот. На их долю приходится более 90% как массы, так и числа атомов, входящих в состав всех живых организмов. Однако в земной коре первые четыре места по распространенности занимают кислород, кремний, алюминий и натрий. Биологическое значение водорода, кислорода, азота и углерода связано в основном с их валентностью, равной соответственно 1, 2, 3 и 4, а также с их способностью образовывать более прочные ковалентные связи, нежели у других элементов той же валентности. Приложение 1 знакомит нас с основами химии, в том числе и с таким понятием, как «ковалентная связь» (приложение 1, т. 3). Полезно обратиться к нему, прежде чем продолжать читать эту главу.

Значение углерода

Иногда говорят, что основу жизни на нашей планете составляет углерод. Этот элемент обнаружен во всех органических молекулах. Понятие «органический» в смысле «живой» употреблялось первоначально потому, что в то время только живым существам приписывалась способность образовывать органические соединения. Убеждение это опроверг немецкий химик Вёлер, синтезировавший в 1828 г. органическое вещество мочевину из неорганических исходных веществ. Это вынудило ученых признать, что для синтеза химических компонентов живого не требуется никакой магии, никакой особой «жизненной силы». Теоретически в наше время мы готовы к тому, чтобы синтезировать из неорганических исходных веществ даже ДНК, т. е. генетический материал, а значит, готовы уже «создать» жизнь.

Но почему столь важен именно углерод? Углерод образует с другими элементами прочные ковалентные связи, т. е. обобществляет с ними электроны. Он образует четыре ковалентные связи; его валентность, следовательно, равна 4. Простой пример такого обобществления электронов — метан, имеющий **эмпирическую формулу** CH_4. Структурная формула метана представлена на рис. 3.1. (См. также приложение 1, т. 3.) В дополнении 3.1 приводятся правила написания структурных формул.





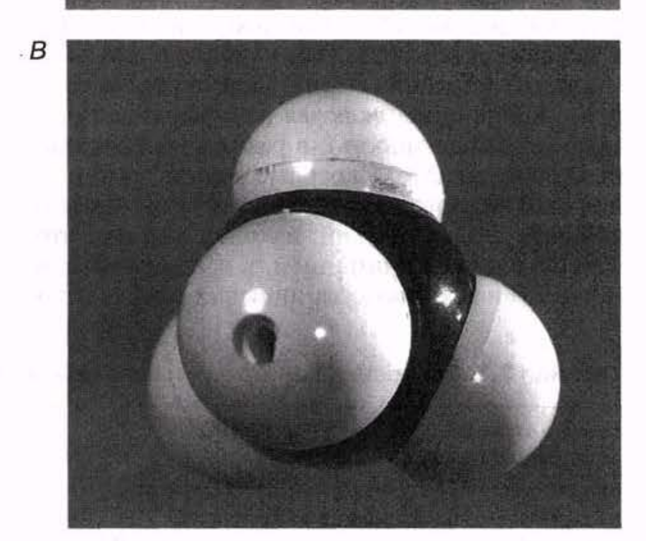


Рис. 3.1. Строение молекулы метана (одной из простых органических молекул). А. Структурная формула. Атомы углерода соединяются друг с другом или с атомами других элементов путем образования ковалентных связей. Каждый углеродный атом способен образовать четыре ковалентные связи. Б и В. Два способа изображения пространственных моделей молекул. Верхняя модель из стержней и шариков дает представление о тетраэдрическом расположении углеродных связей; нижняя показывает, что в действительности атомы располагаются гораздо ближе друг к другу.

Дополнение 3.1. Способы написания структурных формул

Структурные формулы часто изображают в упрощенном виде, чтобы внимание можно было сосредоточить на самых важных химических группах. В качестве простого примера на рис. 3.2 приведена формула этановой (уксусной) кислоты. В упрощенном ее изображении исключены все атомы углерода и все непосредственно связанные с ними водородные атомы. Эмпирическая формула уксусной кислоты имеет вид CH_3COOH. Ее можно записать также в виде $C_2H_4O_2$, но первый вариант предпочтительнее, поскольку он дает представление об относительном расположении присутствующих в молекуле групп. А именно оно и определяет свойства молекул.

Структурная формула

Другое написание той же формулы

Рис. 3.2. Два способа изображения структурных формул этановой (уксусной) кислоты CH_3COOH.

3.1. *На основе прочитанного укажите, в чем заключается различие между эмпирической и структурной формулами.*

Значение углерода определяется способностью его атомов соединяться друг с другом, образуя цепи или кольца, как показано на рис. 3.3. Эти цепи и кольца служат скелетом органических молекул, т. е. скелетом живого. Они весьма стабильны, потому что ковалентные связи, которыми соединены друг с другом углеродные атомы, отличаются высокой прочностью. Атомы или группы атомов других элементов (их называют просто **группами**) могут присоединяться к углеродному скелету в том или ином положении. Наиболее часто встречающиеся группы перечислены в табл. 3.2. Каждая из них характеризуется своими особыми свойствами. От карбоксильной группы, —COOH, зависит, например, кислый характер жирных кислот и аминокислот.

А

Б

C_8H_{18} (октан)

C_6H_6 (бензол)

Рис. 3.3. Цепь (А) и кольцо (Б), построенные из атомов углерода путем образования С—С-связей.

Обратите внимание на упрощенное написание формул в табл. 3.2. Так, группу C(H)=O можно записать и в виде —CHO.

3.2. *На рис. 3.3. представлены структурные формулы октана (А) и бензола (Б). Предложите упрощенные обозначения для этих соединений, руководствуясь правилами, изложенными в дополнении 3.1 (см. рис. 3.2).*

КРАТНЫЕ СВЯЗИ. Из табл. 3.2 и рис. 3.3 видно, что углеродные атомы способны образовывать кратные связи. Такие связи они образуют между собой, а также с кислородом и азотом:

Двойные связи: >C=C< >C=O >C=N–

Тройные связи: (редки в природе) –C≡C– –C≡N

Таблица 3.2. Некоторые химические группы, наиболее часто встречающиеся в органических соединениях

Альдегидная группа	C(H)=O	или —CHO
Кетогруппа (оксогруппа)	–C–, C=O, –C–	
Гидроксильная группа	—OH	
Карбоксильная группа	—COOH	или C(=O)–O–H

Таблица 3.2. Продолжение

Карбонильная группа	>C=O	(входит в состав альдегидной группы, оксогруппы и карбоксильной группы)
Аминогруппа	$-N\begin{smallmatrix}H\\H\end{smallmatrix}$	
Сульфгидрильная группа	–S–H	
Фосфатная группа	$-O-\underset{\underset{O}{\parallel}}{\overset{\overset{H}{\overset{|}{O}}}{\overset{|}{P}}}-O-H$	

Соединения, содержащие двойные (=) или тройные (≡ углерод—углеродные связи, называются **ненасыщенными**. В **насыщенном** соединении имеются только простые (одинарные) углерод–углеродные связи.

> ***3.3.*** *Напишите структурную формулу ненасыщенного органического соеденения этена (этилена) C_2H_4.*

Суммируем важные химические свойства углерода.

1. Его атомы сравнительно малы и атомная масса невелика.
2. Он способен образовывать четыре прочные ковалентные связи.
3. Он образует углерод—углеродные связи, строя таким путем длинные углеродные скелеты молекул в виде цепей и(или) колец.
4. Он может образовывать кратные ковалентные связи с другими углеродными атомами, а также с кислородом и азотом.

Это уникальное сочетание свойств обеспечивает колоссальное разнообразие органических молекул. Разнообразие проявляется в 1) **размерах** молекул, определяемых числом углеродных атомов в скелете; 2) **химических свойствах**, которые зависят от присоединенных к скелету элементов и химических групп, а также от степени насыщенности скелета; и наконец, 3) различной **форме** молекул, определяемой геометрией, т. е. углами связей.

3.1.2. Биологические молекулы

Живые организмы состоят из ограниченного числа элементов (мы перечислили их выше, в табл. 3.1); соединяясь, эти элементы образуют молекулы — строительные блоки живого. Молекулы бывают самых разных размеров — от совсем небольших, вроде диоксида углерода или воды, до таких гигантских, как молекулы белка (макромолекулы). Малые молекулы растворимы и обычно участвуют в общей химической активности клеток, в так называемом метаболизме. Более крупные молекулы служат резервом энергии или выполняют структурные функции, а некоторые из них можно назвать «информационными»: они являются носителями генетической информации (ДНК и РНК) или участвуют в ее реализации (белки).

Из малых молекул больше всего в организме содержится воды — от 60 до 95% общей сырой массы. Во всех организмах мы находим также и некоторые простые органические соединения, играющие роль «строительных блоков», из которых строятся более крупные молекулы (рис. 3.4). По мнению биологов, эти немногие виды молекул могли синтезироваться в «первичном бульоне» (т. е. концентрированном растворе химических веществ) в мировом океане на ранних этапах существования Земли, еще до появления жизни на ней (гл. 26). Простые молекулы строятся в свою очередь из еще более простых неорганических молекул, а именно из диоксида углерода, азота и воды.

Важная роль воды

Без воды жизнь на нашей планете не могла бы существовать. Вода важна для живых организмов по двум причинам. Во-первых, она является необходимым компонентом живых клеток, и, вовторых, для многих организмов она служит еще и средой обитания. Именно поэтому следует сказать несколько слов о ее химических и физических свойствах.

Свойства эти довольно необычны и обусловлены главным образом малыми размерами молекул воды, их полярностью и способностью сое-

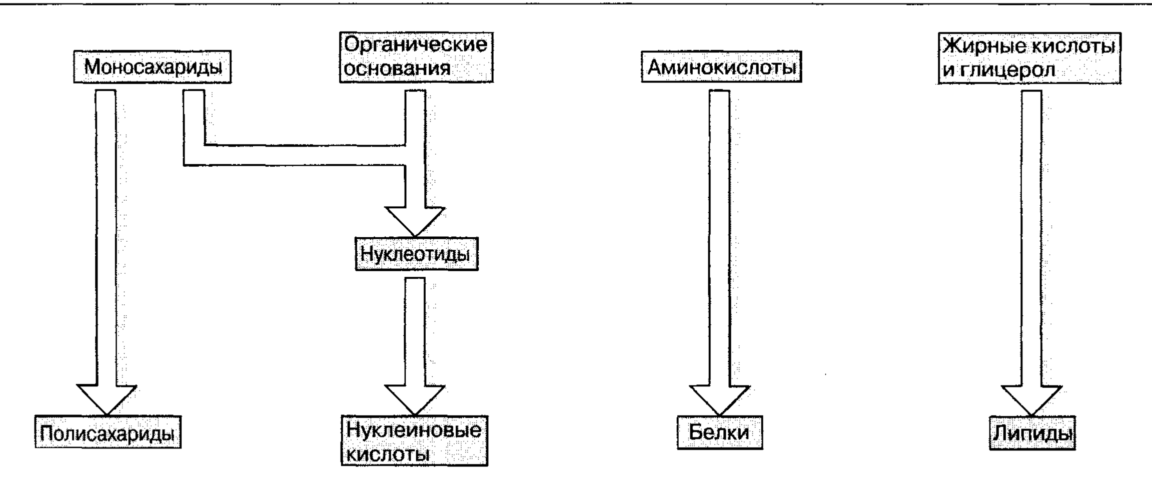


Рис. 3.4. «Строительные блоки» биомолекул.

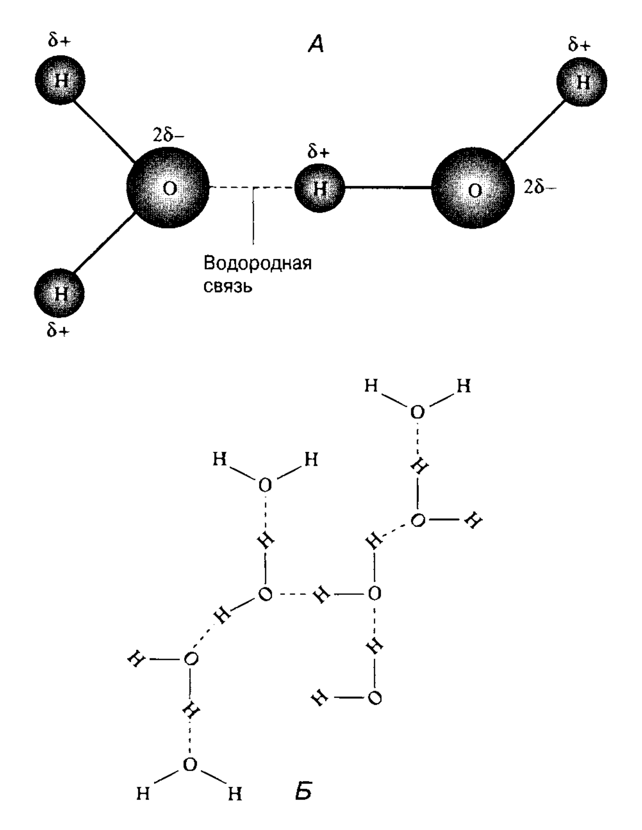


Рис. 3.5. Водородные связи между молекулами воды. А. Две молекулы воды, соединенные водородной связью. δ^+ — очень маленький положительный заряд; δ^- — очень маленький отрицательный заряд. Б. Сеть из молекул воды, удерживаемых вместе водородными связями. Такие структуры постоянно образуются, распадаются и вновь возникают в воде, находящейся в жидком состоянии.

диняться друг с другом водородными связями. Под полярностью подразумевают неравномерное распределение зарядов в молекуле. У воды один конец молекулы («полюс») несет небольшой положительный заряд, а другой — отрицательный. Такую молекулу называют **диполем**. У атома кислорода способность притягивать электроны выражена сильнее, чем у водородных атомов, поэтому атом кислорода в молекуле воды стремится оттянуть к себе электроны двух водородных атомов. Электроны заряжены отрицательно, в связи с чем атом кислорода приобретает небольшой отрицательный заряд, а водородные атомы — положительный.

В результате между молекулами воды возникает слабое электростатическое взаимодействие и, поскольку противоположные заряды притягиваются, молекулы как бы «склеиваются» (рис. 3.5, *А*). Эти взаимодействия, более слабые, чем обычные ионные или ковалентные связи, называются **водородными связями**. Водородные связи постоянно образуются, распадаются и вновь возникают в толще воды (рис. 3.5, *Б*). И хотя это слабые связи, но их совокупный эффект обусловливает многие необычные физические свойства воды. Учитывая данную особенность воды, мы можем теперь перейти к рассмотрению тех ее свойств, которые важны с биологической точки зрения.

Биологическое значение воды

ВОДА КАК РАСТВОРИТЕЛЬ. Вода — превосходный растворитель для полярных веществ. К ним отно-

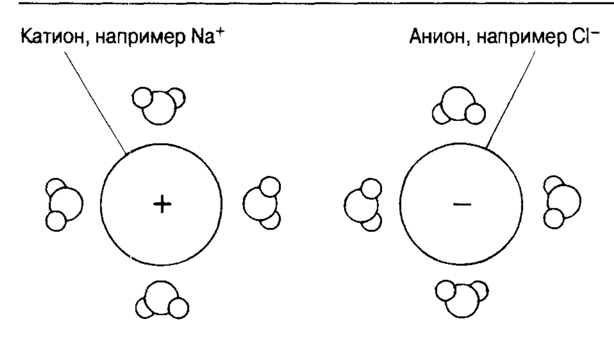


Рис. 3.6. Распределение молекул воды вокруг ионов в растворе. Обратите внимание, что более электроотрицательные атомы кислорода молекул воды обращены в сторону катиона, а вокруг аниона они направлены, наоборот, наружу. Молекулы воды разделяют ионы и удерживают их на определенном расстоянии друг от друга вследствие того, что в совокупности притяжение между ними и ионами сильнее, чем между катионами и анионами. Не будь этого, ионы образовали бы твердый кристалл, как кристалл хорошо нам знакомой поваренной соли. В воде же соль растворяется.

сятся ионные соединения, такие как соли, содержащие заряженные частицы (ионы), и некоторые неионные соединения, например сахара, в молекуле которых присутствуют полярные (слабо заряженные) группы (у сахаров это несущая небольшой отрицательный заряд гидроксильная группа, —OH). Когда вещество растворяется в воде, молекулы воды окружают ионы и полярные группы, отделяя ионы или молекулы друг от друга (рис. 3.6).

В растворе молекулы или ионы получают возможность двигаться более свободно, так что реакционная способность вещества возрастает. По этой причине в клетке большая часть химических реакций протекает в водных растворах. Неполярные вещества, например липиды, отталкиваются водой и в ее присутствии обычно притягиваются друг к другу, иными словами, неполярные вещества **гидрофобны** (гидрофобный — водоотталкивающий). Подобные гидрофобные взаимодействия играют важную роль в формировании мембран, а также в определении трехмерной структуры многих белковых молекул, нуклеиновых кислот и других клеточных компонентов.

Присущие воде свойства растворителя означают также, что вода служит средой для транспорта различных веществ. Эту роль она выполняет в крови, в лимфатической и экскреторной системах, в пищеварительном тракте и во флоэме и ксилеме растений.

БОЛЬШАЯ ТЕПЛОЕМКОСТЬ. Удельной теплоемкостью воды называют количество теплоты, которое необходимо, чтобы поднять температуру 1 кг воды на 1°С. Вода обладает большой теплоемкостью. Это значит, что существенное увеличение тепловой энергии вызывает лишь сравнительно небольшое повышение ее температуры. Объясняется такое явление тем, что значительная часть энергии расходуется на разрыв водородных связей, ограничивающих подвижность молекул воды, т. е. на преодоление упомянутой выше «склеенности» ее молекул.

Большая теплоемкость воды сводит к минимуму происходящие в ней температурные изменения. Благодаря этому биохимические процессы протекают в меньшем интервале температур, с более постоянной скоростью, и опасность нарушения этих процессов от резких отклонений температуры грозит им не столь сильно. Вода служит для многих клеток и организмов средой обитания, обеспечивающей им довольно значительное постоянство условий.

БОЛЬШАЯ ТЕПЛОТА ИСПАРЕНИЯ. Скрытая теплота испарения есть мера количества тепловой энергии, которую необходимо сообщить жидкости для ее перехода в пар, т. е. для преодоления сил молекулярного сцепления в жидкости. Испарение воды требует довольно значительных количеств энергии. Это объясняется существованием водородных связей между ее молекулами. Именно в силу этого температура кипения воды — вещества со столь малыми молекулами — необычно высока.

Энергия, необходимая молекулам воды для испарения, черпается из окружения. Таким образом, испарение сопровождается охлаждением. Это явление используется у животных при потоотделении, а также при тепловой одышке у млекопитающих или у некоторых рептилий (например,у крокодилов), которые на солнцепеке сидят с открытым ртом; возможно, оно играет заметную роль и в охлаждении транспирирующих листьев. Большая теплота испарения означает, что отдача организмом даже больших количеств тепла сопровождается минимальными потерями воды, т. е. не обязательно ведет к его обезвоживанию.

БОЛЬШАЯ ТЕПЛОТА ПЛАВЛЕНИЯ. Скрытая теплота плавления — это мера тепловой энергии, необхо-

димой для расплавления твердого вещества (в нашем случае — льда). Для плавления (таяния) льда необходимо сравнительно большое количество энергии. Справедливо и обратное: при замерзании вода должна отдать большое количество тепловой энергии. Это уменьшает вероятность замерзания содержимого клеток и окружающей их жидкости. Кристаллы льда особенно губительны для живого, когда они образуются внутри клеток.

ПЛОТНОСТЬ И ПОВЕДЕНИЕ ВОДЫ ВБЛИЗИ ТОЧКИ ЗАМЕРЗАНИЯ. Плотность воды от +4 до 0 °С понижается, поэтому лед легче воды и в воде не тонет. Вода — единственное вещество, обладающее в жидком состоянии большей плотностью, чем в твердом.

Поскольку лед плавает в воде, он образуется сначала на ее поверхности и лишь затем в придонных слоях. Если бы замерзание прудов шло в обратном порядке, снизу вверх, то в областях с умеренным или холодным климатом жизнь в пресноводных водоемах вообще не могла бы существовать. Лед покрывает толщу воды, как одеялом, что повышает шансы на выживание у организмов, обитающих в воде. Это важно в условиях холодного климата и в холодное время года, но, несомненно, особенно важную роль это играло в ледниковый период. Кроме того, находясь на поверхности, лед быстрее и тает. То обстоятельство, что слои воды, температура которых упала ниже 4°С, поднимаются вверх, обусловливает перемешивание воды в больших водоемах. Вместе с водой циркулируют и находящиеся в ней питательные вещества, благодаря чему водоемы заселяются живыми организмами на большую глубину.

БОЛЬШОЕ ПОВЕРХНОСТНОЕ НАТЯЖЕНИЕ И КОГЕЗИЯ. Когезия — это сцепление молекул физического тела друг с другом под действием сил притяжения. На поверхности жидкости существует поверхностное натяжение — результат действующих между молекулами сил когезии, направленных внутрь. Благодаря поверхностному натяжению жидкость стремится принять такую форму, чтобы площадь ее поверхности была минимальной (в идеале — форму шара). Из всех жидкостей самое большое поверхностное натяжение у воды. Значительная когезия, характерная для молекул воды, играет важную роль в живых клетках, а также при движении воды по сосудам ксилемы в растениях (гл. 13). Многие мелкие организмы извлекают для себя пользу из поверхностного натяжения: оно позволяет им удерживаться на воде или скользить по ее поверхности.

ВОДА КАК РЕАГЕНТ. Биологическое значение воды определяется тем, что она представляет собой один из необходимых метаболитов, т. е. участвует в метаболических реакциях. Вода используется, например, в качестве источника водорода при фотосинтезе (разд. 7.6), а также участвует в реакциях гидролиза.

Некоторые важные с биологической точки зрения функции воды перечислены в табл. 3.3.

Таблица 3.3. Некоторые важные биологические функции воды

У всех организмов
Обеспечивает поддержание *структуры* (высокое содержание воды в клетках, 70—95%)
Служит *растворителем* и средой для диффузии
Участвует в *реакциях гидролиза*
Служит *средой обитания* для водных организмов
Служит средой, в которой происходит *оплодотворение*
Обеспечивает *распространение* семян, гамет и личиночных стадий водных организмов, а также семян некоторых наземных растений, например кокосовой пальмы
У растений
Обусловливает *осмос* и *тургесцентность*, от которых зависит многое: рост (увеличение размеров клеток), поддержание структуры, механизм работы устьиц и т. д.
Участвует в *фотосинтезе*
Обеспечивает *транспирацию*, а также транспорт неорганических ионов и органических молекул
Обеспечивает *прорастание семян* — набухание, разрыв семенной кожуры и дальнейшее развитие
У животных
Обеспечивает *транспорт* веществ по кровеносной, лимфатической и экскреторной системам
Обусловливает *осморегуляцию*
Способствует *охлаждению тела* (потоотделение, тепловая одышка)
Служит одним из компонентов *смазки*, например в суставах
Несет *опорные функции* (пример — гидростатический скелет аннелид)
Выполняет *защитную функцию*, например в слезной жидкости и в слизи
Способствует *миграции* (морские течения)

3.1.3. Макромолекулы

Простые органические молекулы часто служат исходным сырьем для синтеза более крупных макромолекул. **Макромолекула** представляет собой гигантскую молекулу, построенную из мно-

гих повторяющихся единиц. Молекулы, построенные таким образом, называются **полимерами**, а звенья, из которых они состоят — **мономерами**. В процессе соединения отдельных звеньев друг с другом (при так называемой **конденсации**) происходит удаление воды. Противоположный процесс — распад полимеров — осуществляется путем **гидролиза**, т. е. путем присоединения воды. В живых организмах существуют три главных типа макромолекул: **полисахариды**, **белки** и **нуклеиновые кислоты**. Мономерами для них соответственно служат **моносахариды**, **аминокислоты** и **нуклеотиды**.

Макромолекулы составляют около 90% сухой массы клеток. Полисахариды играют роль запасных питательных веществ и выполняют структурные функции, белки же и нуклеиновые кислоты могут рассматриваться как «информационные молекулы». Это означает, что в белках и нуклеиновых кислотах важна *последовательность* мономерных звеньев и в них она варьирует гораздо сильнее, чем в полисахаридах, состав которых ограничивается обычно одним или двумя различными видами субъединиц. Причины этого станут нам ясны позднее. В этой же главе мы подробно рассмотрим все три класса макромолекул и их субъединицы. К этому рассмотрению мы добавим еще и липиды — молекулы, как правило, значительно более мелкие, но также построенные из простых органических молекул (см. рис. 3.4).

3.2. Углеводы

Углеводами называют вещества, состоящие из углерода, водорода и кислорода, с общей формулой $C_x(H_2O)_y$ где x и y могут иметь разные значения. Название «углеводы» отражает тот факт, что водород и кислород присутствуют в молекулах этих веществ в том же соотношении, что и в мо-

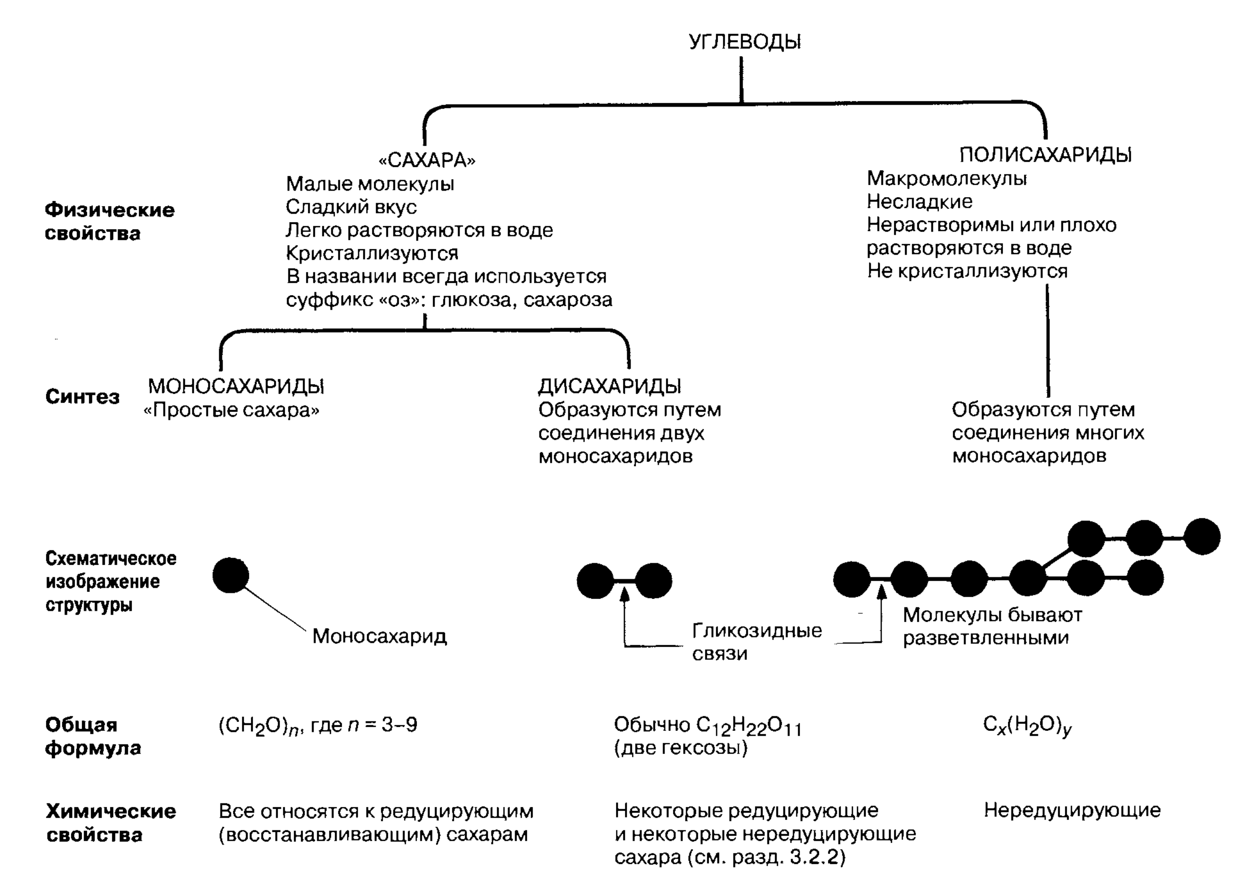


Рис. 3.7. Классификация углеводов. Обратите внимание, что к «сахарам» отнесены и моносахариды, и дисахариды, поскольку их объединяет ряд общих свойств, в частности сладкий вкус.

лекуле воды (по два атома водорода на каждый атом кислорода). Все углеводы — это либо альдегиды, либо кетоны и в их молекулах всегда имеется несколько гидроксильных групп. Химические свойства углеводов определяются именно этими группами — альдегидной, гидроксильной и кетогруппой. Альдегиды, например, легко окисляются и благодаря этому являются мощными восстановителями. Строение этих групп представлено в табл. 3.2.

Углеводы подразделяются на три главных класса: моносахариды, дисахариды и полисахариды (рис. 3.7),

3.2.1. Моносахариды

Моносахариды — это простые сахара. На рис. 3.7 показана их общая формула и приведены некоторые свойства. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле среди моносахаридов различают триозы (3С), тетрозы (4С), пентозы (5С), гексозы (6С) и гептозы (7С). В природе наиболее часто встречаются пентозы и гексозы.

> ***3.4.*** *Напишите эмпирические формулы пентоз и гексоз.*

Основные функции, выполняемые моносахаридами, перечислены в табл. 3.4. Из таблицы видно, что моносахариды важны как источник энергии, а также как строительные блоки для синтеза более крупных молекул.

Таблица 3.4. Основные функции моносахаридов

Триозы $C_3H_6O_3$, например глицеральдегид, дигидроксиацетон

Играют роль промежуточных продуктов в процессе дыхания (см. гликолиз), фотосинтезе (темновые реакции) и в других процессах углеводного обмена

Пентозы $C_5H_{10}O_5$, например рибоза, дезоксирибоза, рибулоза

Участвуют в синтезе нуклеиновых кислот; рибоза входит в состав РНК, дезоксирибоза — в состав ДНК

Участвуют в синтезе некоторых коферментов, например рибоза — в синтезе НАД и НАДФ

Участвуют в синтезе АТФ (рибоза)

Рибулозобисфосфат, синтезируемый из 5-углеродного сахара рибулозы, служит акцептором CO_2 при фотосинтезе

Гексозы $C_6H_{12}O_6$, например глюкоза, фруктоза, галактоза

Служат источником энергии, высвобождаемой при окислении в процессе дыхания; глюкоза — обычный дыхательный субстрат и наиболее распространенный моносахарид

Участвуют в синтезе дисахаридов — две моносахаридные единицы, связываясь друг с другом, образуют дисахарид

Участвуют в синтезе полисахаридов; в этой роли особенно важна глюкоза

Альдозы и кетозы

В молекулах моносахаридов ко всем атомам углерода, за исключением одного, присоединены гидроксильные группы. Этот один атом углерода входит в состав либо альдегидной группы, либо кетогруппы. В первом случае моносахарид называется **альдозой**, а во втором — **кетозой**. Таким образом, любой моносахарид представляет со-

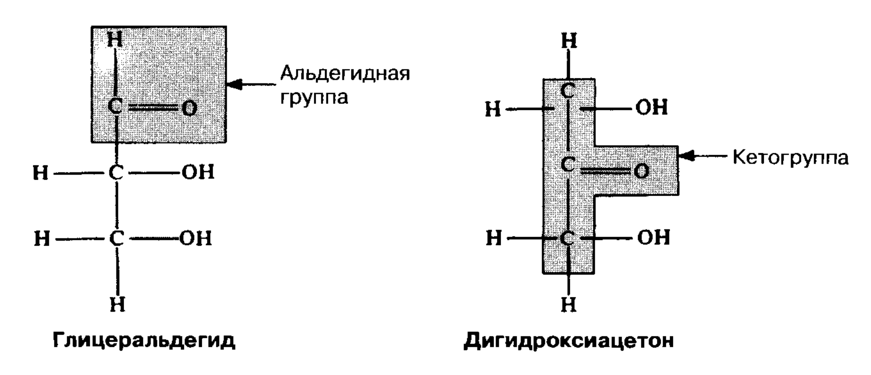


Рис. 3.8. Строение глицеральдегида и дигидроксиацетона. Обратите внимание на положение альдегидной группы и кетогруппы. Альдегидная группа всегда находится на конце углеродной цепи.

бой либо альдозу, либо кетозу. Простейшими моносахаридами являются две триозы: глицеральдегид и дигидроксиацетон. Глицеральдегид содержит альдегидную группу, а дигидроксиацетон — кетогруппу (рис. 3.8). Альдозы (например, рибоза и глюкоза) встречаются чаще, чем кетозы (например, рибулоза и фруктоза).

3.5. Если вы слабо знаете химию, то вам полезно ответить на следующие вопросы, относящиеся к рис. 3.8:

а) Какова валентность каждого элемента?

б) Каково общее число атомов каждого элемента? Согласуется ли оно с эмпирической формулой данного соединения?

в) Сколько гидроксильных групп имеется в каждой из этих двух молекул? Можно ли предсказать их число, зная, что эти сахара триозы?

Полезно подробно познакомиться с глюкозой — наиболее распространенным в природе моносахаридом. Глюкоза относится к гексозам; ее формула $C_6H_{12}O_6$.

Открытая цепь и циклические формы

На рис. 3.9 молекула глюкозы представлена в виде «открытой цепи» и в виде циклической структуры. Открытая цепь может быть прямолинейной цепочкой, но углы связей между атомами углерода допускают у пентоз и гексоз образование стабильных циклических структур. У гексоз типа глюкозы первый атом углерода соединяется с кислородом при пятом углеродном атоме, что приводит к образованию шестичленного кольца (рис. 3.9). Обратите внимание на то, что атом кислорода включается в кольцо, а шестой углеродный атом оказывается вне кольца. У пентоз первый атом углерода соединяется с кислородом при четвертом углеродном атоме, в результате чего образуется пятичленное кольцо, как показано на рис. 3.10.

Циклические структуры пентоз и гексоз — обычные их формы; в каждый данный момент лишь небольшая часть молекул существует в виде открытой цепи. В состав дисахаридов и полисахаридов также входят циклические формы моносахаридов.

Альфа(α)- и бета(β)-изомеры

На рис. 3.9 видно, что циклические структуры могут существовать в двух формах, известных как **альфа**(α)- и **бета**(β)-**формы**. У *α*-формы гид-

Рис. 3.9. Структура открытой цепи и двух циклических форм молекулы глюкозы — α- и β-глюкозы. В водном растворе эти три формы существуют в равновесии в следующем отношении: 0,02% — открытая цепь; 36% — α-глюкоза и 64% — β-глюкоза.

А

H
|
$^1C = O$
|
$H — ^2C — OH$
|
$H — ^3C — OH$
|
$H — ^4C — OH$
|
$^5CH_2OH$

Б

O, $^5CH_2OH$, $_4C$, $_1C$, H, H, H, H, OH, $_3C$, $_2C$, OH, OH

Рис. 3.10. Открытая цепь (А) и циклическая (Б) форма молекулы рибозы (пятичленное кольцо).

роксильная группа при первом углеродном атоме расположена под плоскостью цикла, а у β-формы — над ней. Такие молекулы, с одинаковой химической формулой, но с разной структурой, называются **изомерами**. На рис. 3.11 представлены пространственные модели α- и β-изомеров глюкозы. В любой данный момент в растворе глюкозы часть молекул существует в виде открытой цепи и часть — в циклической форме. Последняя более стабильна и потому преобладает. Возможны спонтанные переходы от открытой цепи к одной из двух циклических форм, и наоборот. При этом в конечном счете неизменно достигается равновесие, при котором соотношение различных форм остается постоянным (см. рис. 3.9).

Как указано выше, только циклические структуры глюкозы образуют дисахариды и полисахариды. Хотя структурные различия между α- и β-глюкозой невелики, сказываются на свойствах образуемых ими молекул они весьма существенно. Ниже мы увидим, что α-глюкоза входит в состав крахмала, а β-глюкоза — в состав целлюлозы, двух полисахаридов с весьма различными свойствами.

3.2.2. Дисахариды

На рис. 3.7 отмечены некоторые свойства дисахаридов. Дисахариды образуются в результате реакции **конденсации** между двумя моносахаридами, обычно гексозами. Реакция конденсации предполагает удаление воды:

$$C_6H_{12}O_6 + C_6H_{12}O_6 \underset{\text{Гидролиз}}{\overset{\text{Конденсация}}{\rightleftharpoons}} C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$$

Связь между моносахаридами, возникающая в результате реакции конденсации, называется **гликозидной связью**. Обычно она образуется между 1-м и 4-м углеродными атомами соседних моносахаридных единиц (1,4-гликозидная связь). Этот процесс может повторяться бессчетное число раз, в результате чего и возникают гигантские молекулы полисахаридов (рис. 3.12). После того как моносахаридные единицы соединятся друг с другом, их называют остатками. Таким образом, мальтоза состоит из двух остатков глюкозы. Среди дисахаридов наиболее широко распространены мальтоза, лактоза и сахароза:

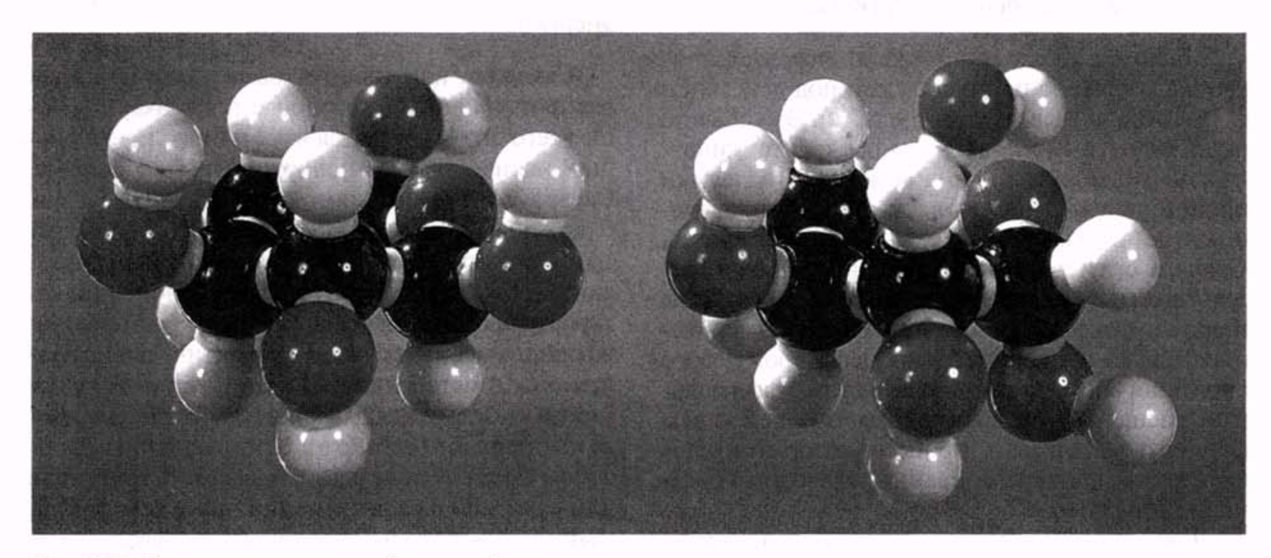


Рис. 3.11. Пространственные модели α- и β-глюкозы.

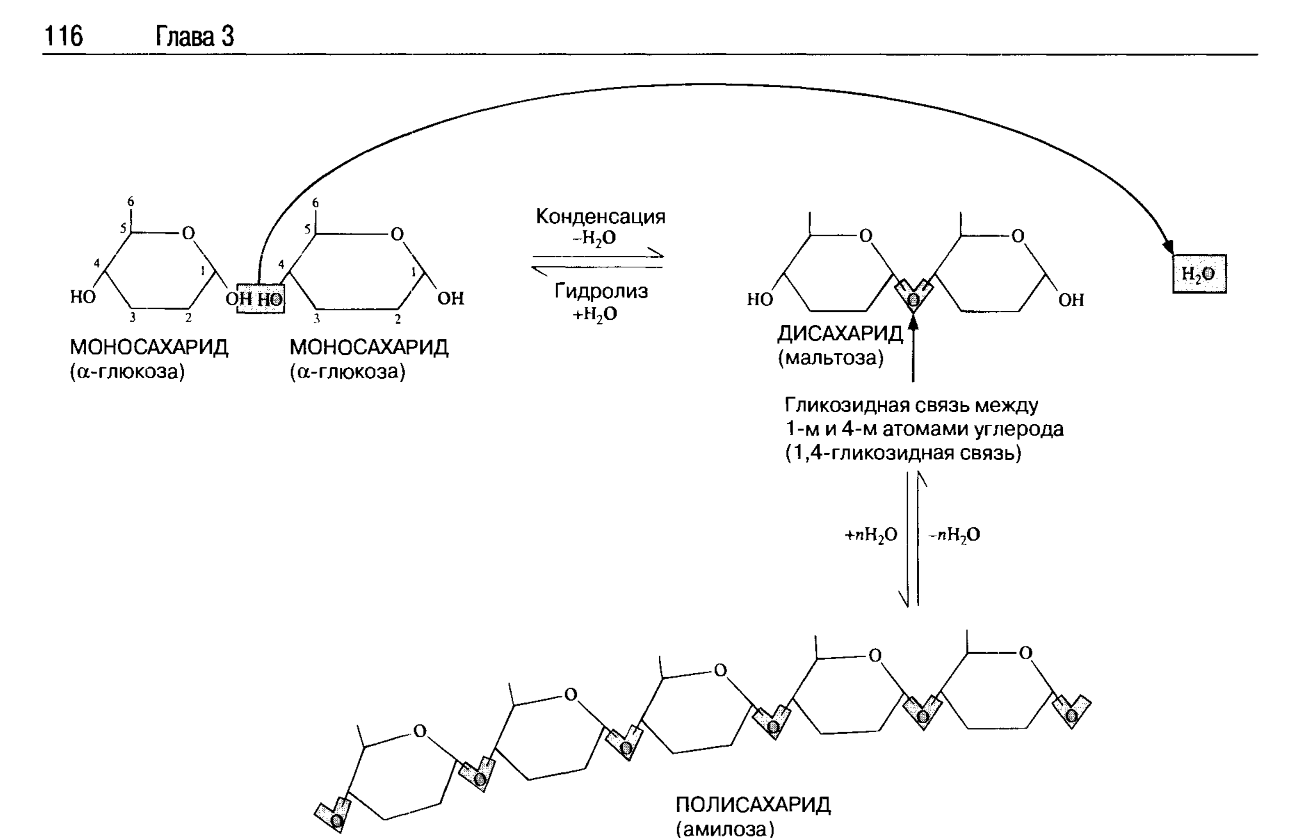


Рис. 3.12. Образование дисахарида и полисахарида из моносахаридных единиц. В данном примере из α-глюкозы образуется мальтоза и из нее синтезируется крахмал.

Мальтоза = Глюкоза + Глюкоза
Лактоза = Глюкоза + Галактоза
Сахароза = Глюкоза + Фруктоза

Мальтоза (солодовый сахар) образуется из крахмала при его переваривании под действием ферментов, называемых амилазами. Это обычно происходит в пищеварительном тракте животных или в прорастающих семенах. Последний процесс используется, в частности, в пивоварении, где источником крахмала служит ячмень. Сначала стимулируют прорастание ячменя, результатом чего является превращение крахмала в мальтозу (этот этап носит название «осолаживание»). Далее из мальтозы в процессе дрожжевого брожения образуется спирт. На этом этапе мальтоза расщепляется до глюкозы под действием фермента мальтазы — процесс, который протекает также при переваривании углеводов в организме животных.

Лактоза, или молочный сахар, содержится только в молоке и служит важным источником энергии для детенышей млекопитающих. Она переваривается медленно и потому способна обеспечивать постоянный стабильный приток энергии.

Сахароза, или тростниковый сахар — самый распространенный в природе полисахарид. Чаще всего она встречается в растениях, где в больших количествах транспортируется по флоэме. Сахароза особенно пригодна для этого, так как благодаря ее высокой растворимости она может транспортироваться в виде весьма концентрированных растворов. В химическом отношении сахароза довольно инертна, т. е. при перемещении из одного места в другое она практически не вовлекается в метаболизм. По этой же причине сахароза иногда откладывается в качестве запасного питательного вещества. Промышленным способом сахарозу получают из сахарного тростника или сахарной свеклы; именно она и есть тот самый «сахар»,который мы обычно покупаем в магазине.

Редуцирующие сахара

Все моносахариды и некоторые дисахариды, в том числе мальтоза и лактоза, относятся к группе **редуцирующих (восстанавливающих) сахаров**, т. е. соединений, способных вступать в реакцию восстановления. Сахароза представляет собой единственный нередуцирующий сахар среди распространенных сахаров. Две обычные реакции на редуцирующие сахара — реакция Бенедикта и реакция Фелинга (разд. 3.7) — основаны на способности этих сахаров восстанавливать ион двухвалентной меди до одновалентной. В обеих реакциях используется щелочной раствор сульфата меди(II) ($CuSO_4$), который восстанавливается до нерастворимого оксида меди(I) (Cu_2O).

Ионное уравнение: $Cu^{2+} + e^- \longrightarrow Cu^+$
Синий раствор — Кирпично-красный осадок

3.2.3. Полисахариды

Рис. 3.7 дает представление о некоторых свойствах полисахаридов. Эти соединения играют главным образом роль резерва питательных веществ и энергии (например, крахмал и гликоген), а также используются в качестве строительных материалов (например, целлюлоза). Полисахариды удобны в качестве запасных веществ по ряду причин: большие размеры молекул делают их практически нерастворимыми в воде и, следовательно, они не оказывают на клетку ни осмотического, ни химического воздействия; их цепи могут компактно свертываться (см. об этом ниже); при необходимости они легко могут быть превращены в сахара путем гидролиза.

Полисахариды, как уже было сказано, — это полимеры, построенные из моносахаридов.

Крахмал

Крахмал — полимер α-глюкозы (рис. 3.12). У растений крахмал служит главным запасом «горючего». У животных крахмала нет; в их организме его функцию выполняет гликоген (см. ниже). Крахмал может быть легко снова расщеплен до глюкозы, которая используется в процессе дыхания. В прорастающих семенах из глюкозы синтезируется также целлюлоза и другие необходимые для роста материалы.

Молекулы крахмала состоят из двух компонентов — **амилозы** и **амилопектина**. В линейных цепях амилозы несколько тысяч остатков глюкозы соединены 1,4-связями (см. рис. 3.12), что позволяет им спирально свертываться и принимать более компактную форму. У разветвленного полисахарида амилопектина компактность обеспечивается интенсивным ветвлением цепей за счет образования 1,6-гликозидных связей (рис. 3.13). Амилопектин содержит приблизительно вдвое больше глюкозных остатков, чем амилоза. С раствором иода в иодистом калии (I_2/KI) водная суспензия амилозы дает темно-синюю окраску, а суспензия амилопектина — красно-фиолетовую. На этом основана проба на крахмал (разд. 3.7).

Крахмал запасается в клетках в виде так называемых крахмальных зерен. Их можно видеть в первую очередь в хлоропластах листьев (см. рис. 7.6), а также в органах, где запасаются питательные вещества, например в клубнях картофеля или в семенах злаков и бобовых. Крахмальные зерна имеют слоистую структуру и у разных видов растений различаются как по форме, так и по размерам.

Гликоген

Гликоген — это эквивалент крахмала, синтезируемый в животном организме, т. е. это тоже резервный полисахарид, построенный из остатков α-глюкозы; встречается гликоген и в клетках многих грибов. У позвоночных гликоген содержится главным образом в печени и мышцах, иными словами в местах высокой метаболической активности, где он служит важным источником энергии. Обратное его превращение в глюкозу регулируется гормонами, главным образом инсулином (гл. 9). По своему строению гликоген весьма схож с амилопектином (рис. 3.13), но цепи его ветвятся еще сильнее. В клетках гликоген отлагается в виде крошечных гранул, которые обычно бывают связаны с агранулярным (гладким) эндоплазматическим ретикулумом (рис. 5.12).

Целлюлоза

Целлюлоза представляет собой полимер β-глюкозы. В отличие от крахмала и гликогена этот полисахарид выполняет структурную функцию.

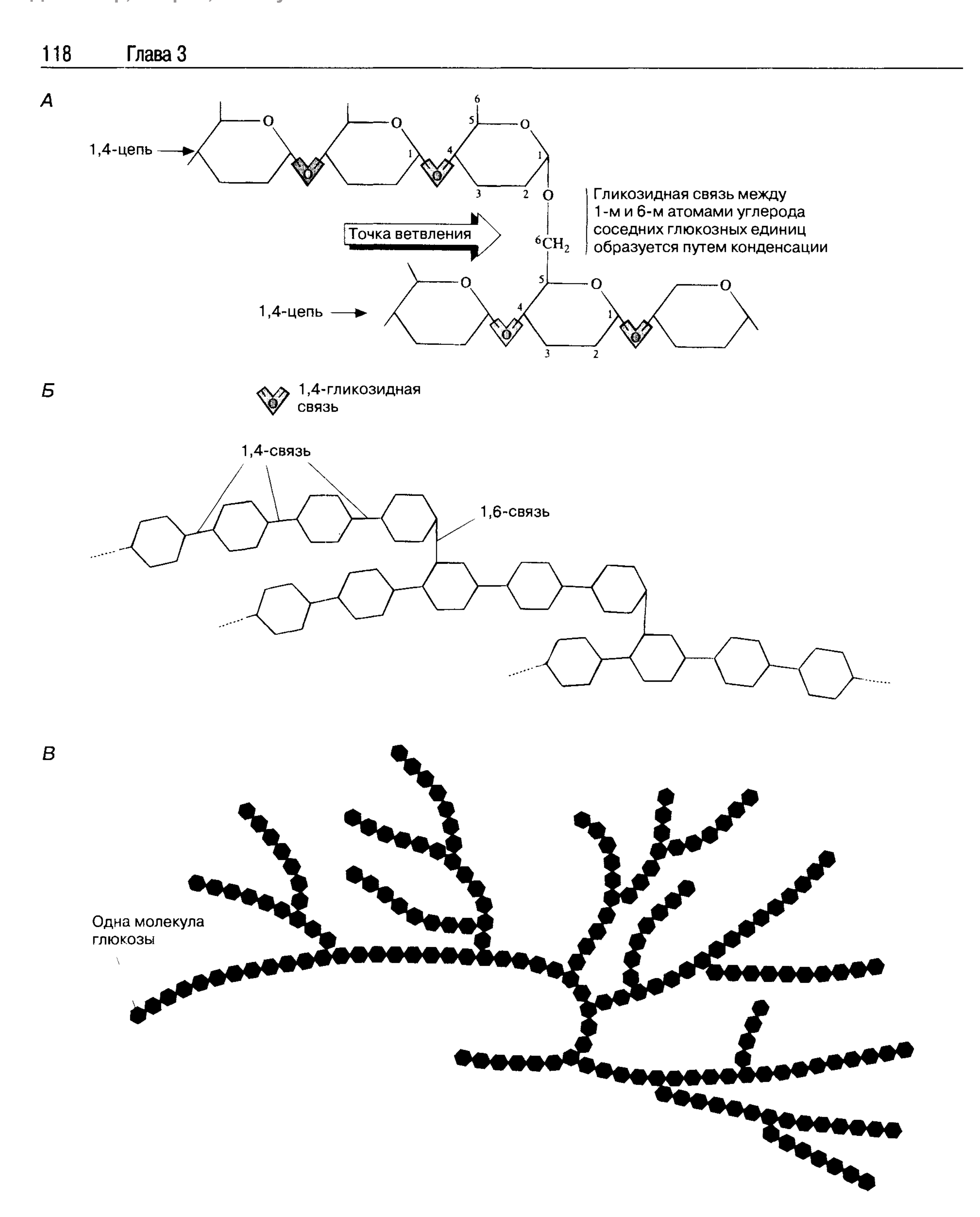


Рис. 3.13. Структура амилопектина и гликогена, показанная в ее постепенном усложнении. А. Одна точка ветвления. Б. Образование нескольких ветвей. В. Сильно разветвленная молекула полисахарида. Ветвление молекул есть результат образования 1,6-связей; 1,4-связи позволяют молекулам спирально свертываться.

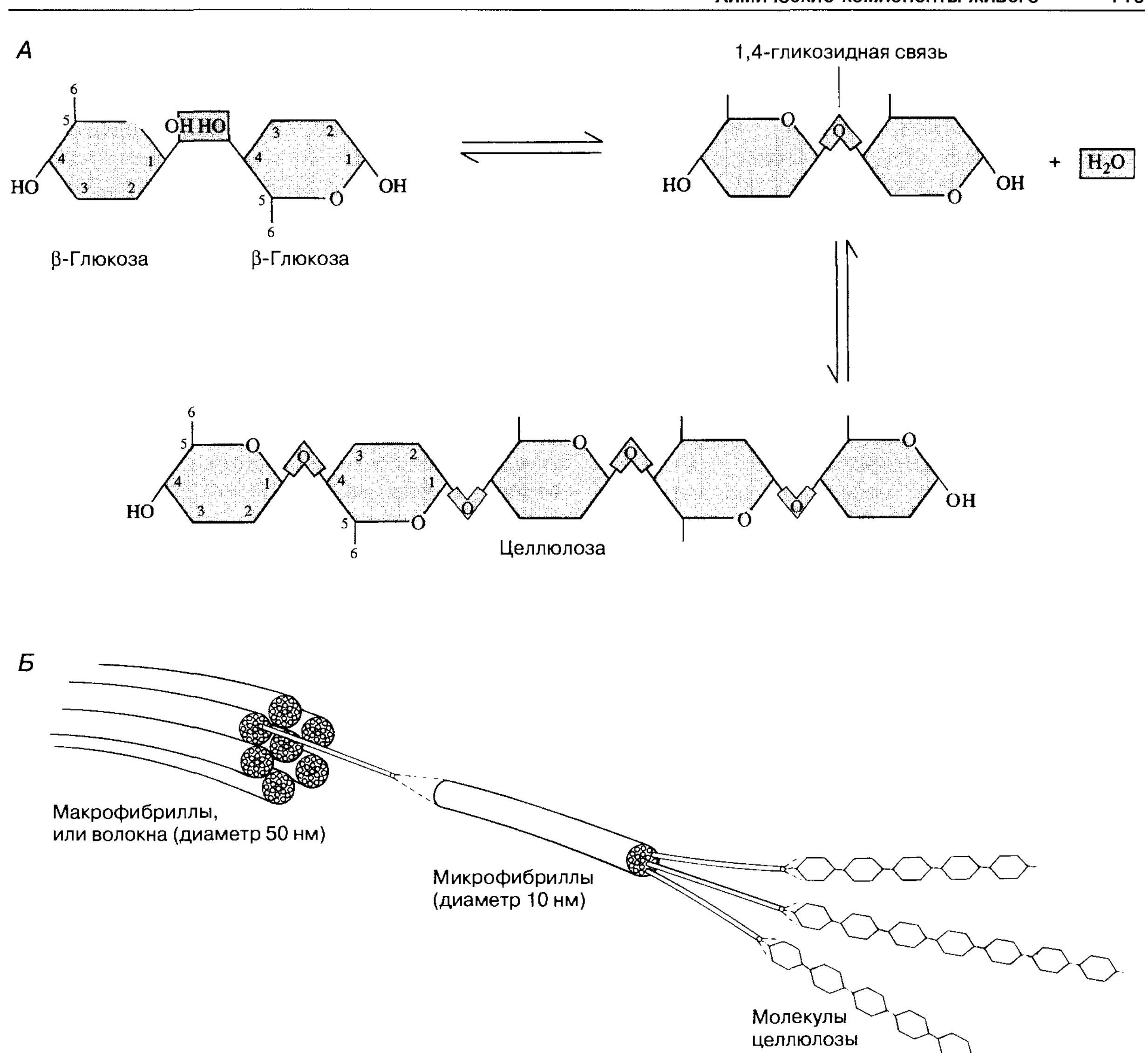


Рис. 3.14. Структура целлюлозы. А. Образование целлюлозы из β-глюкозы. Обратите внимание, что каждый следующий остаток глюкозы должен быть повернут относительно предыдущего на 180°, для того чтобы при реакции конденсации и образовании гликозидной связи —ОН-группы при 1-м и 4-м углеродных атомах могли прийти в контакт. Б. Объединение молекул целлюлозы в микрофибриллы, а микрофибрилл — в макрофибриллы (волокна).

Когда две молекулы β-глюкозы соединяются друг с другом, группа —ОН при 1-м углеродном атоме может прийти в контакт с группой —ОН при 4-м атоме лишь в том случае, если одна из молекул будет повернута относительно другой на 180° (рис. 3.14). Связано это с тем, что группа —ОН при 1-м атоме располагается под плоскостью кольца, а группа —ОН при 4-м атоме — над ней. Таким образом, каждый следующий остаток в молекуле целлюлозы повернут относительно предыдущего на 180°. Именно это и отличает молекулы целлюлозы от молекул крахмала.

В целлюлозе заключено около 50% углерода, находящегося в растениях, и по общей своей массе целлюлоза на Земле занимает первое место среди всех органических соединений. Практически всю целлюлозу поставляют растения, хотя она встречается также у некоторых низших

беспозвоночных и у примитивных групп грибов. Такое большое количество целлюлозы на Земле, обусловлено тем, что у всех растений из нее построены клеточные стенки: в среднем 20–40% материала клеточной стенки составляет именно целлюлоза. Строение молекул целлюлозы делает их как нельзя лучше приспособленными для этой роли. Они представляют собой длинные цепи — приблизительно из 10 000 остатков глюкозы (рис. 3.14, *А*). Эти цепи, в которых остатки глюкозы соединены β-1,4-связями, прямолинейны в отличие от цепей крахмала, α-1,4-связи которых делают их способными изгибаться и свертываться. Из каждой такой цепи выступает наружу множество —OH-групп. Эти группы направлены во все стороны и образуют водородные связи с соседними цепями, что обеспечивает жесткое поперечное сшивание всех цепей. По 60–70 цепей объединены друг с другом в микрофибриллы, а последние в свою очередь собраны в пучки, т. е. в более крупные структуры, называемые макрофибриллами (рис. 3.14, *Б*). Прочность на разрыв при таком строении чрезвычайно велика (некоторое представление об этом дает испытание на разрыв такого материала, как хлопок, состоящего почти полностью из целлюлозы). В клеточной стенке слои целлюлозных макрофибрилл погружены в цементирующий матрикс, состоящий из других полисахаридов (см. его описание в разд. 5.10.10), что придает всей структуре еще большую прочность.

Таким образом, растительные клетки одеты оболочкой, состоящей из нескольких слоев целлюлозы. Она предохраняет их от разрыва, когда внутрь под действием осмотических сил поступает вода, и она же в какой-то мере определяет их форму, поскольку направление, в котором может растягиваться клетка, зависит от того, как располагаются в клеточной стенке целлюлозные слои. С поступлением воды клетка растягивается и внутри нее нарастает давление — клетка становится тургесцентной. У растений, лишенных древесины, именно тургесцентные клетки обеспечивают растению опору. При всей своей прочности слои целлюлозы легко пропускают воду и растворенные в ней вещества — свойство, весьма существенное для активно функционирующих растительных клеток.

Помимо того что целлюлоза является одним из структурных компонентов растительных клеточных стенок, она служит также и пищей для некоторых животных, бактерий и грибов. Фермент целлюлаза, расщепляющий целлюлозу до глюкозы, сравнительно редко встречается в природе. Поэтому большинство животных, в том числе и человек, не могут использовать целлюлозу, хотя она представляет собой практически неисчерпаемый и потенциально очень ценный источник глюкозы. Однако у жвачных животных, например у коровы, в кишечнике обитают в качестве симбионтов бактерии, которые переваривают целлюлозу. Чрезвычайное обилие целлюлозы в природе и сравнительно медленный ее распад важны в экологическом плане, ибо они означают, что большое количество углерода остается «запертым» в этом веществе, а между тем углерод абсолютно необходим всем живым организмам. Промышленное значение целлюлозы огромно. Из нее изготовляют, в частности, хлопчатобумажные ткани, бумагу, клейкую ленту на бумажной основе и т. п. .

3.2.4. Вещества, близкие к полисахаридам

Хитин

По своей структуре и функции хитин очень близок в целлюлозе; это тоже структурный полисахарид (рис. 3.15). Хитин встречается у некоторых грибов, где он благодаря своей волокнистой структуре играет в клеточных стенках опорную роль, а также у некоторых групп животных (особенно у членистоногих) в качестве важного компонента их наружного скелета. Строение хитина идентично строению целлюлозы, за одним исключением: при 2-м атоме углерода гидроксильная (—OH) группа заменена в его молекуле группой $—NH \cdot CO \cdot CH_3$. Длинные параллельные цепи хитина, так же как и цепи целлюлозы, собраны в пучки.

Рис. 3.15. Строение хитина.

Муреин

Муреин — полисахарид, выполняющий опорную функцию в оболочках бактериальных клеток (разд. 2.3.1). По своей структуре он схож с хитином и в его молекуле также содержится азот.

> **3.6.** *Какие структурные особенности углеводов обеспечивают столь большое разнообразие полисахаридов?*

3.3 Липиды

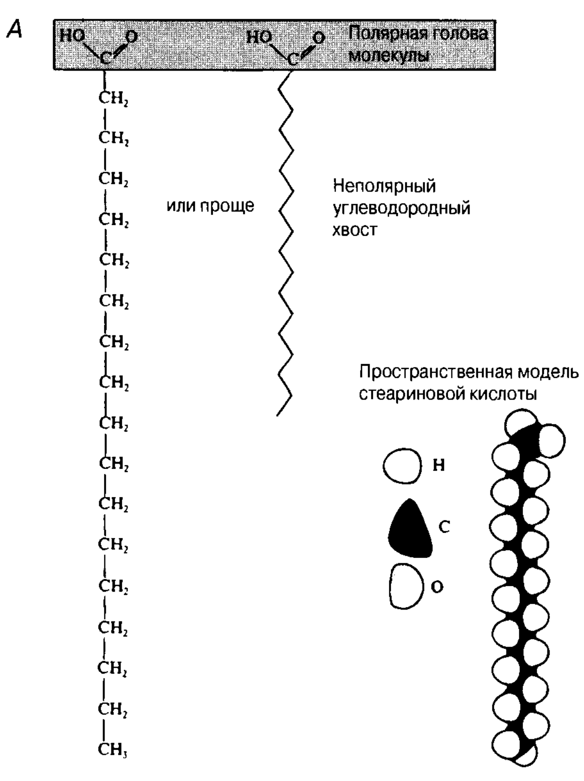
Липидам дают иногда довольно расплывчатое определение; принято говорить, что это нерастворимые в воде органические вещества, которые можно извлечь из клеток органическими растворителями — эфиром, хлороформом и бензолом. Определить эту группу соединений более строгим образом не представляется возможным из-за их очень большого химического разнообразия, однако можно все же сказать, что настоящие липиды — это сложные эфиры, образующиеся в результате реакции конденсации между жирными кислотами и каким-нибудь спиртом.

> **3.7.** *Что представляет собой реакция конденсации?*

3.3.1 Компоненты липидов

Жирные кислоты

Жирные кислоты содержат в своей молекуле кислотную группу —COOH (карбоксильную группу). «Жирными» их называют потому, что некоторые высокомолекулярные члены этого ряда входят в состав жиров. Общая формула жирных кислот имеет вид R•COOH, где R — атом водорода или радикал типа $—CH_3$, $—C_2H_5$ и



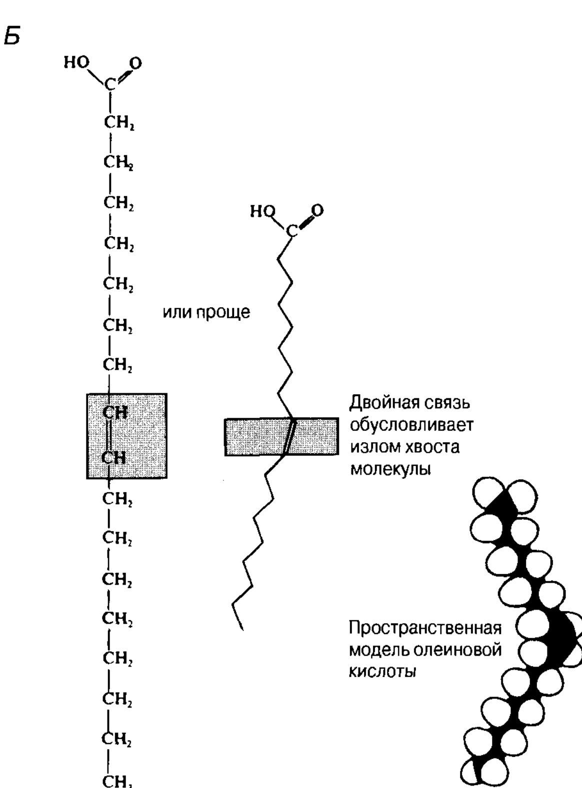


Рис. 3.16. Строение двух распространенных жирных кислот. А. Стеариновая кислота ($C_{17}H_{35}COOH$) — насыщенная жирная кислота; у пальмитиновой кислоты ($C_{15}H_{31}COOH$) углеводородный хвост короче на два атома углерода. Б. Олеиновая кислота ($C_{17}H_{33}COOH$) — ненасыщенная жирная кислота.

т. д.; каждый следующий член этого ряда отличается от предыдущего на одну группу CH_2. В липидах радикал R представлен обычно длинной цепью углеродных атомов. Большая часть жирных кислот содержит четное число атомов углерода, от 14 до 22 (чаще всего 16 или 18). На рис. 3.16 изображено строение двух наиболее распространенных жирных кислот. Обратите внимание на длинную цепь из атомов углерода и водорода, составляющую **углеводородный хвост** молекулы. Углеводородные хвосты молекул определяют многие свойства липидов, в том числе и нерастворимость липидов в воде. Углеводородные хвосты **гидрофобны** (hýdrōr — вода; phóbos — страх).

Иногда в жирных кислотах имеются одна или несколько двойных связей (C == C) (например, в олеиновой кислоте; рис. 3.16). В этом случае жирные кислоты, а также содержащие их липиды, называются **ненасыщенными**. Жирные кислоты и липиды, в молекулах которых нет двойных связей, называются **насыщенными**. Ненасыщенные жирные кислоты плавятся при значительно более низких температурах, чем насыщенные. Олеиновая кислота — основной компонент оливкового масла — при обычных температурах бывает жидкой ($T_{пл}$ = 13,4 °C), тогдакак пальмитиновая и стеариновая кислоты ($T_{пл}$ = 63,1 °C и $T_{пл}$ = 69,6 °C) при таких температурах остаются твердыми.

> ***3.8.*** *В клетках пойкилотермных («холоднокровных») животных содержание ненасыщенных жирных кислот обычно выше, чем в клетках гомойотермных («теплокровных») животных. Как вы это объясните?*

Спирты

Большая часть липидов представляют собой триглицериды. В их состав входит спирт глицерол (рис. 3.17).

3.3.2. Образование липидов

У глицерола имеются три гидроксильные (—OH) группы, каждая из которых способна вступать в реакцию конденсации с жирной кислотой, т. е. образовывать сложный эфир. Обычно в реакцию конденсации вступают все три гидроксильные группы глицерола, как показано на рис. 3.17, поэтому продукт реакции называют **триглицеридом**.

3.3.3 Свойства и функции триглицеридов

Триглицериды — самые распространенные из липидов, встречающихся в природе. Их принято делить на жиры и масла в зависимости от того, остаются ли они твердыми при 20 °C (жиры) или имеют при этой температуре жидкую консистенцию (масла). Температура плавления липида тем ниже, чем выше в нем доля ненасыщенных жирных кислот.

> ***3.9.*** *Который из двух липидов – тристеарин или триолеин – вы отнесли бы к маслам?*

Триглицериды неполярны, т. е. в их молекуле нет неравномерного распределения зарядов. Это означает, что они не образуют водородных связей с молекулами воды и, следовательно, в воде не растворяются; иными словами, липиды гидрофобны. Их плотность ниже, чем у воды, так что в воде они всплывают. Длина углеводородных хвостов липида зависит от входящих в его состав жирных кислот. Молекулу тристеарина, например, образуют три остатка стеариновой кислоты, поэтому в каждом из его углеводородных *хвостов* содержится по 17 атомов углерода (см. рис. 3.16). Пространственная модель тристеарина изображена на рис. 3.17.

Основная функция триглицеридов — служить энергетическим депо. Калорийность липидов выше калорийности углеводов, т. е. данная масса липида выделяет при окислении больше энергии, чем равная ей масса углевода. Объясняется это тем, что в липидах по сравнению с углеводами больше водорода и совсем мало кислорода.

В организме животных, впадающих в спячку, перед спячкой накапливается избыточный жир. У позвоночных жир отлагается еще и под кожей — в так называемой подкожной клетчатке, где он служит для теплоизоляции. Особенно выражен подкожный жировой слой у млекопитающих, живущих в холодном климате, в первую очередь у вод-

А

Голова молекулы
Три углеводородных хвоста

Глицерол
Три жирных кислоты
Конденсация
$3H_2O$
Вода
Триглицерид (липид)

или
Глицерол
Жирная кислота
Жирная кислота
Жирная кислота

Глицерол
Жирная кислота
Жирная кислота
Жирная кислота

Б

Простое изображение липида
Три углеводородных хвоста (жирные кислоты)
Голова молекулы (глицерол)

Рис. 3.17. А. Образование триглицерида из глицерола и трех жирных кислот путем трех реакций конденсации. Б. Пример триглицерида — тристеарин (пространственная модель).

ных млекопитающих, например у китов («китовый жир»), у которых он играет еще и другую роль — обеспечивает высокую плавучесть. Растения обычно запасают масла, а не жиры. Семена, плоды и хлоропласты часто весьма богаты маслами, а некоторые семена, как, например, семена кокосовой пальмы, клещевины, сои или подсолнечника, служат сырьем для получения масла промышленным способом. При окислении жиров образуется вода. Эта метаболическая вода очень важна для некоторых обитателей пустыни, в частности для кенгуровой крысы, которая использует запасенный ею жир именно для этой цели (гл. 20).

> ***3.10.*** *Жир, которым заполнен горб верблюда, служит в первую очередь не источником энергии, а источником воды.*
>
> *а) Какой метаболический процесс обеспечивает получение воды из жира?*
>
> *б) Посредством того же процесса вода может быть получена и из углевода. В чем преимущество жира перед углеводом?*

3.3.4. Фосфолипиды

Фосфолипидами называют липиды, содержащие **фосфатную группу**. Главная роль среди них принадлежит фосфоглицеридам, в молекуле которых одна из трех —OH-групп глицерола этерифицирована не жирной, а фосфорной кислотой (рис. 3.18), а две другие — жирными кислотами.

Молекула состоит из головы, роль которой играет фосфатная группа (кружок на рис. 3.18), и двух углеводородных хвостов (остатки жирных кислот). Фосфатная голова несет электрический заряд и, следовательно, она растворима в воде; другими словами, она **гидрофильна**. Хвост же не растворим в воде. Это свойство молекулы, когда один ее конец растворим в воде, а другой — нет, очень важно при образовании мембран (разд. 5.9).

3.3.5. Гликолипиды

Гликолипидами называют вещества, образующиеся в результате соединения липидов с углеводами. Углеводные головы гликолипидных молекул полярны, и это определяет их роль: подобно фосфолипидам гликолипиды входят в состав мембран.

3.4. Аминокислоты

Из аминокислот построены молекулы белков. В тканях и клетках встречается свыше 170 различных аминокислот, но обычными компонентами белков можно считать лишь 20 аминокислот (табл. 3.5).

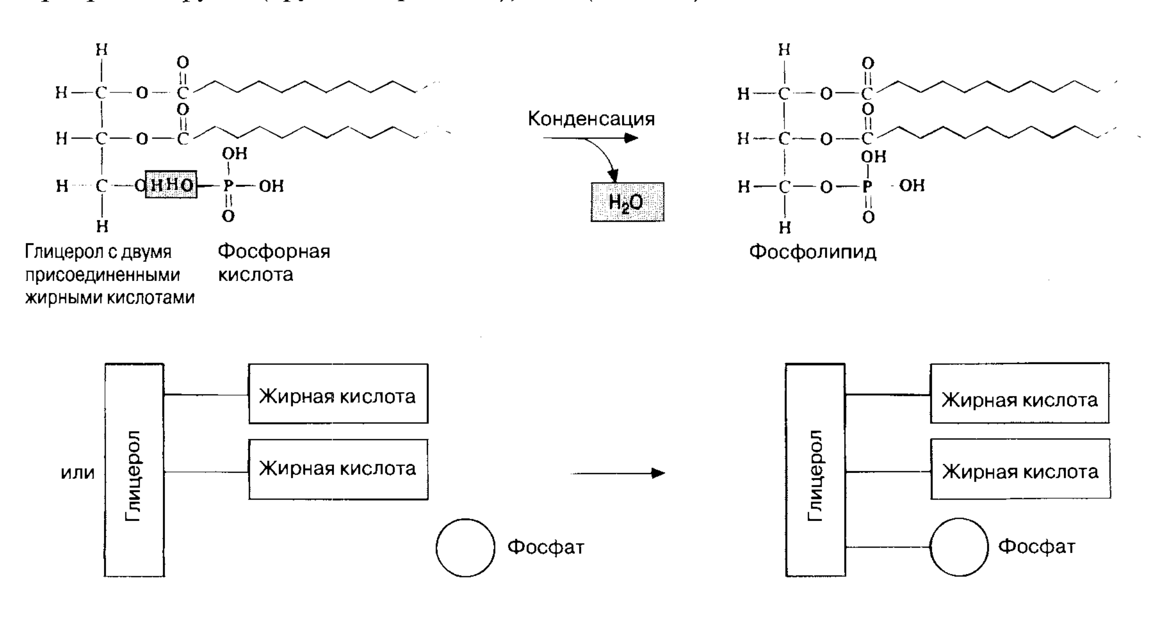


Рис. 3.18. Образование фосфолипида. В упрощенном виде молекула может быть представлена в виде головы с двумя хвостами. Сильно полярная фосфатная голова гидрофильна в отличие от неполярных и потому гидрофобных хвостов. Это обстоятельство имеет большой биологический смысл, поскольку оно определяет свойства мембран.

Таблица 3.5. 20 обычных аминокислот, входящих в состав белков. Показаны только R-группы. Серый квадрат обозначает неизменяемую часть молекулы (полностью она показана только у аланина). Аминокислоты подразделены на четыре категории. У двух кислых аминокислот имеется более одной карбоксильной группы, у трех основных — более одной аминогруппы; все остальные являются нейтральными. Две аминокислоты содержат дополнительный элемент — серу. Пометка «незаменимая» означает, что данную аминокислоту организм человека должен получать с пищей. R-группа трех аминоксилот содержит ароматическое кольцо

Нейтральные и гидрофобные аминокислоты

Аланин (Ала)

Изолейцин (Иле)
Незаменимая

Лейцин (Лей)
Незаменимая

Метионин (Мет)
Незаменимая
Содержит серу

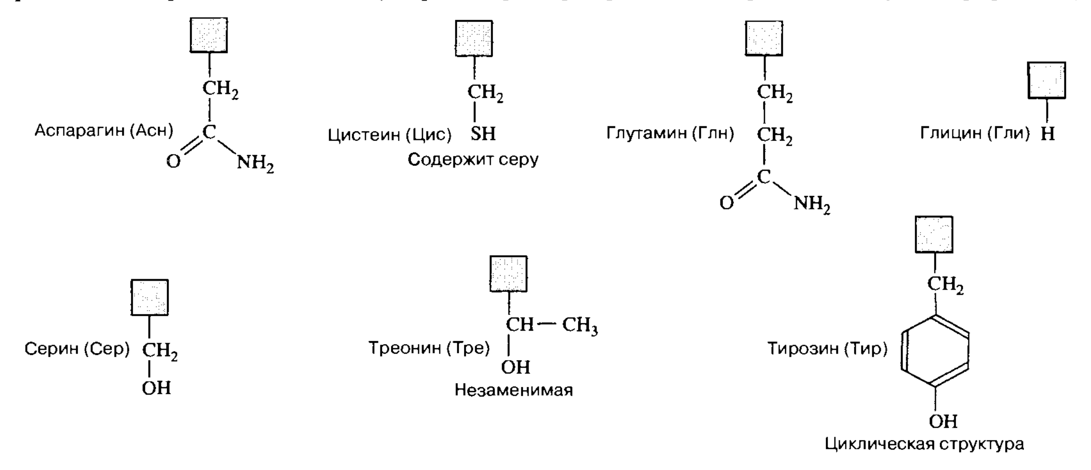
Фенилаланин (Фен)
Незаменимая
Циклическая структура

Пролин (Про)
Необычная циклическая структура

Триптофан (Три)
Незаменимая

Валин (Вал)
Незаменимая

Нейтральные и полярные аминокислоты (с неравномерным распределением зарядов в молекуле; гидрофильные)



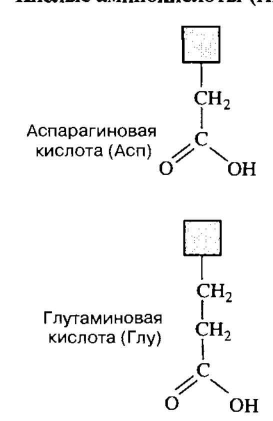
Основные аминокислоты (гидрофильные)

Аргинин (Арг)
Незаменимая для детей

Гистидин (Гис)
Незаменимая для детей

Лизин (Лиз)
Незаменимая

Кислые аминокислоты (гидрофильные)



Растения синтезируют все необходимые им аминокислоты из более простых веществ. В отличие от них животные не способны синтезировать все аминокислоты, в которых они нуждаются; часть аминокислот они должны получать в готовом виде, т. е. с пищей. Эти последние принято называть **незаменимыми аминокислотами**; другие необходимые организму животных аминокислоты могут быть синтезированы из них. Следует, однако, подчеркнуть: название «незаменимые» вовсе не означает, что эти аминокислоты в качестве компонентов животных клеток в чем-то важнее остальных. «Незаменимы» они лишь в том смысле, что организм животного не способен их синтезировать.

3.4.1. Строение и классификация аминокислот

Общая формула аминокислот приведена на рис. 3.19. В молекуле аминокислоты к центральному атому углерода (α-углероду) всегда присоединена одна кислотная группа, —COOH (карбоксильная), одна основная $—NH_2$ (аминогруппа) и один атом **водорода**. Варьирует только остальная часть молекулы — **R-группа**. Ее строение у разных аминокислот различается весьма сильно, и именно она определяет уникальные свойства каждой отдельной аминокислоты (табл. 3.5).

В простейшей аминокислоте **глицине** (рис. 3.20, *А*) роль R играет атом водорода H. У **аланина** эту роль выполняет группа $—CH_3$ (рис. 3.20, *Б*).

Рис. 3.19. *Общая формула аминокислот.*

Рис. 3.20. *А. Глицин. Б. Аланин.*

Редкие (нестандартные) аминокислоты

В белках живых организмов встречается небольшое число редких аминокислот. Они представляют собой производные некоторых стандартных аминокислот. Например, гидроксипролин — это производное пролина, входящее в состав коллагена; кроме гидроксипролина в коллагене содержится еще одна редкая аминокислота — гидроксилизин, являющаяся производным лизина.

В триплетном коде ДНК нет кодонов для этих редких аминокислот; редкие аминокислоты образуются путем модификации соответствующих исходных аминокислот уже *после* того, как эти последние войдут в состав полипептидной цепи.

Аминокислоты, которые не входят в состав белков

Таких аминокислот известно свыше 150. Они встречаются в клетках в свободном или связанном виде, но никогда не обнаруживаются в составе белков. γ-Аминомасляную кислоту (ГАМК) можно, например, обнаружить только в нервной ткани. Она выполняет функцию ингибитора нейромедиаторов, играющих важную роль в центральной нервной системе.

3.4.2 Амфотерность аминокислот

Соединения, которые подобно аминокислотам содержат в своей молекуле как основную, так и кислотную группы, называют **амфотерными**. Они существуют главным образом в виде ионов, у которых основная часть несет положительный заряд, а кислотная — отрицательный. Это так называемые биполярные ионы, или цвиттерионы (рис. 3.21). Амфотерность объясняет способность аминокислот и белков перемещаться в электрическом поле, что используется, например, для их разделения методов электрофореза

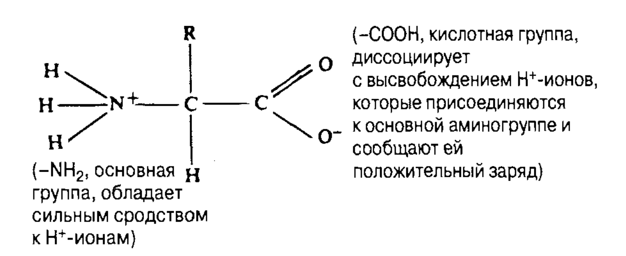


Рис. 3.21. *Нейтральная цвиттерионная форма аминокислоты.*

(приложение 1, т. 3). Заряд аминокислоты может изменяться под влиянием среды. Так, при подкислении раствора, с возрастанием концентрации ионов водорода, растет и положительный заряд аминокислоты, отрицательный же соответственно нейтрализуется.

3.4.3. Связи, встречающиеся в молекулах белков

Молекулы белков строятся из соединяющихся друг с другом аминокислот. Соединение происходит в результате образования так называемой **пептидной связи**. Возникшая белковая молекула затем свертывается и принимает свойственную ей форму благодаря образованию четырех других видов связей — ионных, дисульфидных, водородных связей и гидрофобных взаимодействий. Знакомство с природой этих связей необходимо для понимания структуры и поведения белков.

Пептидная связь

Эта связь образуется в результате выделения молекул воды при взаимодействии аминогруппы одной аминокислоты с карбоксильной группой другой. Реакция, идущая с выделением воды, называется реакцией **конденсации**, а возникающая ковалентная азот-углеродная связь — **пептидной**

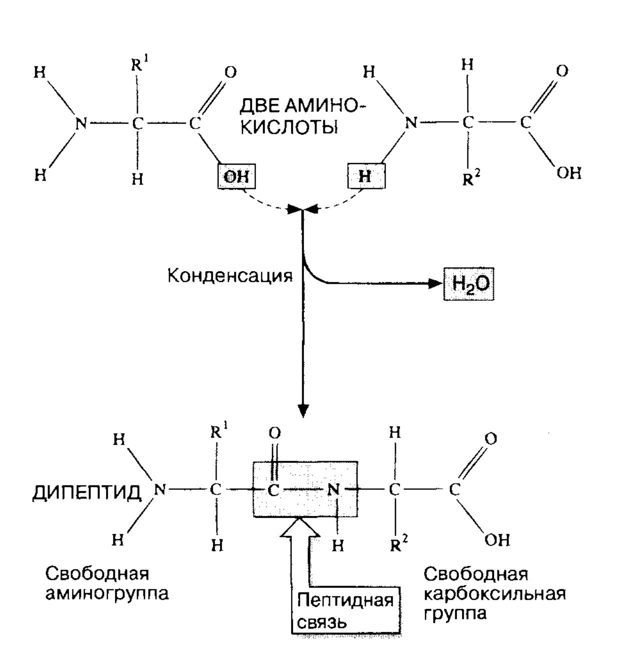


Рис. 3.22. Образование дипептида в результате конденсации двух аминокислот. Реакция конденсации сопровождается выделением воды.

Рис. 3.23. Часть молекулы полипептида, образованная тремя остатками аминокислот. Пептидные связи обозначены звездочкой.

связью (рис. 3.22). Соединение, образующиеся в результате конденсации двух аминокислот, представляет собой **дипептид**. На одном конце его молекулы находится свободная аминогруппа, а на другом — свободная карбоксильная группа. Это позволяет ему присоединять к себе другие аминокислоты. Если таким образом соединяется много аминокислот, то образуется **полипептид** (рис. 3.23).

> **3.11.** *Напишите структурную формулу трипептида, состоящего из аланина, глицина и серина, соединенных в этом порядке.*

Ионная связь

При определенных значениях pH кислотные и основные R-группы ионизованы, т. е. несут за-

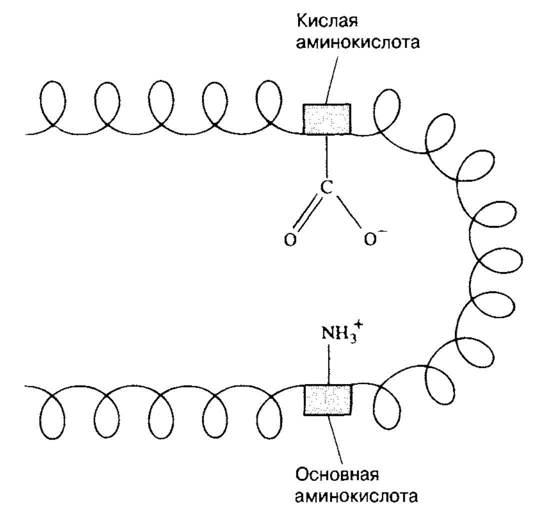


Рис. 3.24. Образование ионной связи. Полипептидная цепь белка представлена в виде спирали. Серые прямоугольники обозначают две аминокислоты, R-группы которых участвуют в образовании ионной связи.

ряд, кислотные — отрицательный, а основные — положительный. Благодаря этому они могут взаимодействовать друг с другом, в результате чего возникает ионная связь (рис. 3.24). В водной среде ионные связи значительно слабее ковалентных и могут разрываться при изменении pH среды. Это объясняет, почему при изменении pH может разрушаться структура белка (разд. 3.5.4). Если, например, к молоку добавить кислоту, то молоко свернется: казеин (белок молока) из-за разрыва ионных связей станет нерастворимым.

Дисульфидная связь

Молекула аминокислоты цистеина содержит сульфгидрильную (—SH) группу. Когда соединяются две молекулы цистеина, их сульфгидрильные группы, оказавшись по соседству, окисляются и образуют дисульфидную связь (рис. 3.25). Дисульфидные связи могут возникать как между разными полипептидными цепями (в молекуле инсулина, например; рис. 3.28), так и между различными участками одной и той же полипептидной цепи (рис. 3.29). В последнем случае именно они вынуждают молекулу определенным образом свертываться, т. е. приобретать свойственную ей форму. Дисульфидные связи достаточно прочны и разрываются нелегко.

Водородная связь

О водородной связи мы уже говорили выше при обсуждении свойств воды (разд. 3.1.2). Когда водород входит в состав OH- или NH-группы, он несет небольшой положительный заряд. Объясняется это тем, что обобщенные электроны, заряженные отрицательно, притягиваются атомами O или N сильнее, чем атомом водорода. Водород будет поэтому притягиваться оказавшимися с ним по соседству атомами кислорода C=O-групп или атомами азота NH-групп (рис. 3.26). C=O- и NH-группы регулярно чередуются вдоль полипептидной цепи, поэтому такие взаимодействия ведут к появлению структур, подобных α-спирали, о которой мы будем говорить ниже. Водородные связи слабы, но они возникают очень часто, так что общий их вклад в стабильность молекулярной структуры, например в структуру α-спирали (рис. 3.30) или белка шелка, весьма значителен.

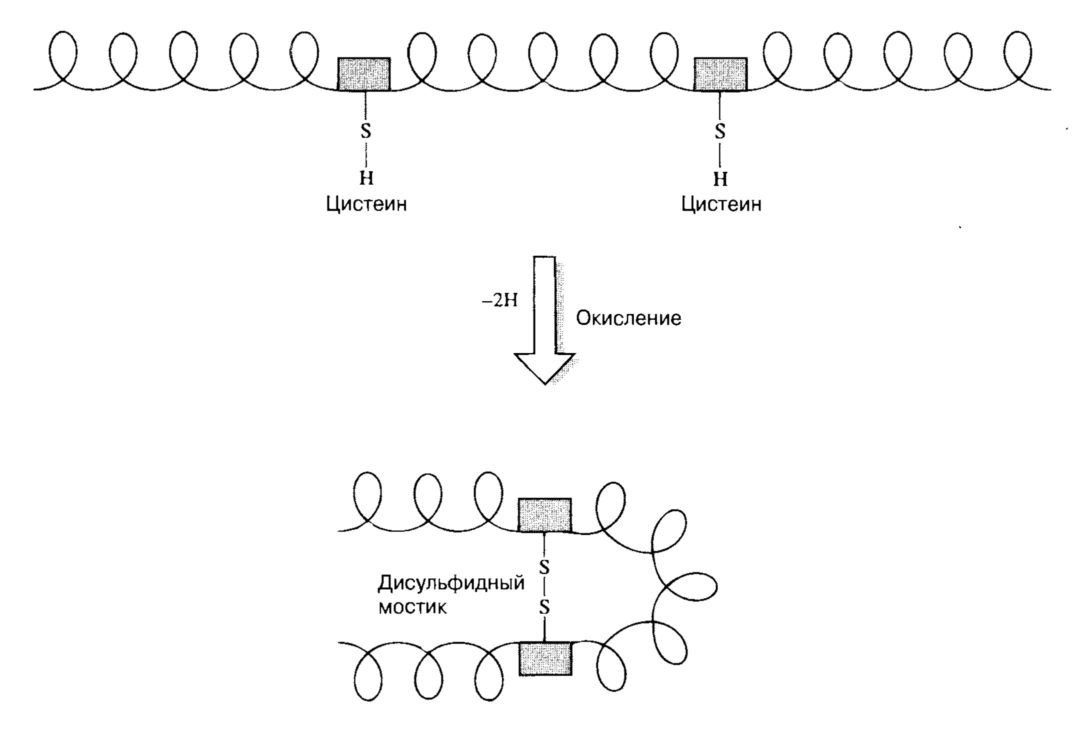


Рис. 3.25. *Образование дисульфидной связи (мостика) между сульфгидрильными группами двух остатков цистеина.*

Полярная аминокислота

Водородная связь

Полярная аминокислота

Возможные

—O—H-------O—
—O—H-------N—
—N—H-------O—
—N—H-------N—

Н-связи

Рис. 3.26. Образование водородной связи. Водородные связи могут возникать между R-группами полярных аминокислот или между C—O- и NH-группами соседних цепей, участвующими в образовании пептидных связей (например, в α-спирали или в β-слое; см. след. разд.).

Гидрофобные взаимодействия

R-группы некоторых аминокислот, например тирозина и валина (табл. 3.5), неполярны и потому гидрофобны. Если в полипептидной цепи содержится много таких групп, то в водной среде эта полипептидная цепь стремится свернуться таким образом, чтобы гидрофобные группы сблизились возможно теснее, вытолкнув воду

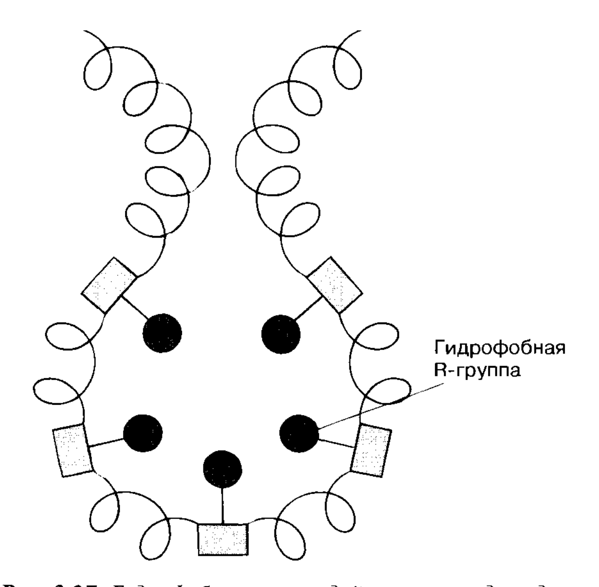


Рис. 3.27. Гидрофобные взаимодействия между гидрофобными R-группами. Эти взаимодействия обусловливают возникновение в молекулах участков, из которых вода выталкивается.

(рис. 3.27). Так свертываются многие глобулярные белки. Их гидрофобные группы бывают обращены при этом внутрь, к центру молекулы, имеющей почти шарообразную форму, а гидрофильные группы — наружу, к водной среде, что делает белок растворимым. Сходным образом ведут себя белки, входящие в состав мембран: гидрофобные участки их молекул примыкают к гидрофобным хвостам фосфолипидов, а гидрофильные — к гидрофильным фосфатным головам фосфолипидных молекул (см. рис. 5.15).

3.5. Белки

Белки построены из аминокислот, и следовательно, в состав их молекул всегда входят углерод, водород, кислород и азот. В некоторых белках присутствует еще и сера. Часть белков образует комплексы с другими молекулами, содержащими фосфор, железо, цинк и медь. Молекулы белков — цепи, построенные из аминокислот, — очень велики; они представляют собой макромолекулы, молекулярная масса которых колеблется от нескольких тысяч до нескольких миллионов. Белки являются полимерами, а аминокислоты — их мономерные звенья. В природных белках встречаются двадцать различных аминокислот. Потенциально разнообразие белков безгранично, поскольку каждому белку свойственна своя особая аминокислотная последовательность (гл. 23), генетически контролируемая, т. е. закодированная в ДНК клетки, вырабатывающей данный белок. Белков в клетках больше, чем каких-либо других органических соединений: на их долю приходится свыше 50% общей сухой массы клеток. Они служат важным компонентом пищи животных и могут превращаться в животном организме как в жир, так и в углеводы. Большое разнообразие белков позволяет им выполнять в живом организме множество различных функций, не только структурных, но и метаболических.

3.5.1. Размеры белковых молекул

Простые пептиды, состоящие из двух, трех или четырех аминокислотных остатков, называются соответственно ди-, три- и тетрапептидами. Полипептидами называются цепи, образованные большим числом аминокислотных остатков (до нескольких тысяч; табл. 3.6). Белковая молекула может состоять из одной или нескольких полипептидных цепей.

Таблица 3.6. Молекулярные характеристики некоторых белков

Белок	*Молекулярная масса**	*Число аминокислотных остатков*	*Число полипептидных цепей*
Рибонуклеаза	12 640	124	1
Лизоцим	13 930	129	1
Миоглобин	16 890	153	1
Гемоглобин	64 500	574	4
ВТМ (вирус табачной мозаики)	~40 000 000	~336 500	2130

* Наиболее крупные белковые молекулы находят у вирусов, для которых молекулярные массы, превышающие 40 000 000, — величины вполне обычные.

3.5.2. Классификация белков

Сложность строения белковых молекул и чрезвычайное разнообразие их функций крайне затрудняют создание единой четкой классификации белков на какой-либо одной основе. В табл. 3.7–3.9 приведены три разные классификации белков, основанные на различных их характеристиках.

Таблица 3.7. Классификация белков по их структуре

Класс белков	*Характеристика*	*Функция*
Фибриллярные	Наиболее важна вторичная структура (третичная почти или совсем не выражена) Нерастворимы в воде Отличаются большой механической прочностью Длинные параллельные полипептидные цепи, скрепленные друг с другом поперечными сшивками, образуют длинные волокна или слоистые структуры	Выполняют в клетках и в организме структурные функции. К этой группе относятся, например, **коллаген** (сухожилия, кости, соединительная ткань), **миозин** (мышцы), **фиброин** (шелк, паутина), **кератин** (волосы, рога, ногти, перья)
Глобулярные	Наиболее важна третичная структура Полипептидные цепи свернуты в компактные глобулы Растворимы — легко образуют коллоидные суспензии	Выполняют функции ферментов, антител и в некоторых случаях гормонов (например, **инсулин**), а также ряд других важных функций
Промежуточные	Фибриллярной природы, но растворимые	Примером может служить фибриноген, превращающийся в нерастворимый **фибрин** при свертывании крови

Таблица 3.8. Классификация белков по их составу

Белки

Простые	*Сложные*
Состоят только из аминокислот (см. табл. 3.7 и 3.9)	Состоят из глобулярных белков и небелкового материала. Небелковую часть сложного белка называют простетической группой

Сложные белки

Название	*Простетическая группа*	*Пример*
Фосфопротеины	Фосфорная кислота	Казеин молока Вителлин яичного желтка
Гликопротеины	Углевод	Компоненты мембран Муцин (компонент слюны)
Нуклеопротеины	Нуклеиновая кислота	Компоненты вирусов Хромосомы Рибосомы
Хромопротеины	Пигмент	Гемоглобин — гем (железосодержащий пигмент) Фитохром (пигмент растительного происхождения) Цитохром (дыхательный пигмент)
Липопротеины	Липид	Компоненты мембран Липопротеины крови — транспортная форма липидов
Флавопротеины	ФАД (флавинадениндинуклеотид; см. разд. 9.3.5)	Компонент цепи переноса электронов при дыхании
Металлопротеины	Металл	Нитратредуктаза — фермент, катализирующий в растениях превращение нитрата в нитрит

Таблица 3.9. Классификация белков по их функциям. Белки играют важную роль также в мембранах, где они функционируют как ферменты, рецепторы и транспортные белки

Класс белков	*Примеры*	*Локализация/функция*
Структурные белки	Коллаген	Компонент соединительной ткани, костей, сухожилий, хряща
	Кератин	Кожа, перья, ногти, волосы, рога
	Эластин	Эластическая соединительная ткань (связки)
	Белки оболочки вирусов	«Обертка» нуклеиновой кислоты вируса
Ферменты	Трипсин	Катализирует гидролиз белков
	Рибулозобисфосфат-карбоксилаза	Катализирует карбоксилирование (присоединение CO_2) рибулозобисфосфата при фотосинтезе
	Глутаминсинтетаза	Катализирует образование аминокислоты глутамина из глутаминовой кислоты и аммиака

Таблица 3.9. Продолжение

Класс белков	*Примеры*	*Локализация/функция*
Гормоны	Инсулин Глюкагон	Регулируют обмен глюкозы
	АКТГ	Стимулирует рост и активность коры надпочечников
Дыхательные пигменты	Гемоглобин	Переносит O_2 в крови позвоночных
	Миоглобин	Служит для запасания O_2 в мышцах
Транспортные белки	Сывороточный альбумин	Служит для транспорта жирных кислот и липидов в крови
Защитные белки	Антитела	Образуют комплексы с чужеродными белками
	Фибриноген	Предшественник фибрина при свертывании крови
	Тромбин	Участвует в процессе свертывания крови
Сократительные белки	Миозин	Подвижные нити миофибрилл саркомера
	Актин	Неподвижные нити миофибрилл саркомера
Запасные белки	Яичный альбумин	Белок яйца
	Казеин	Белок молока
Токсины	Змеиный яд	Ферменты
	Дифтерийный токсин	Токсин, вырабатываемый дифтерийной палочкой

3.5.3. Структура белков

Каждому белку свойственна своя особая геометрическая форма, или **конформация**. Для описания трехмерной структуры белков рассматривают обычно четыре уровня организации, которые мы здесь и опишем.

Первичная структура

Под **первичной структурой** понимают последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Первым исследователем, определившим аминокислотную последовательность молекулы белка, был Фред Сэнгер (Fred Sanger), работавший в Кавендишской лаборатории Кембриджского университета, той самой, где Уотсон и Крик определили структуру ДНК. Сэнгер работал с гормоном инсулином — самым маленьким белком, какой ему удалось найти. Работа заняла 10 лет и результаты ее были опубликованы в 1953 г. (рис. 3.28). Другой выдающийся молекулярный биолог из Кавендиша, Макс Перуц (Max Perutz), вспоминал: «открытие это явилось сенсацией, ибо в первый раз было показано, что аминокислоты в полипептидных цепях белка располагаются совершенно определенным образом». В 1958 г. Сэнгер за эту работу был удостоен Нобелевской премии (вторую Нобелевскую примию он получил за изучение структуры нуклеиновых кислот). В молекулу инсулина входит 51 аминокислота. Молекула состоит из двух полипептидных цепей, удерживаемых вместе дисульфидными мостиками.

В настоящее время большая часть работ по определению аминокислотных последовательностей автоматизирована, и теперь первичная структура известна уже более, чем для сотни тысяч белков. На рисунке 3.29 изображена первичная структура еще одного белка — фермента лизоцима. Таблица 3.6 дает представление о числе аминокислотных остатков в молекулах некоторых белков.

В организме человека тысячи различных белков, и все они построены из одних и тех же 20 стандартных аминокислот. Аминокислотная последовательность белка определяет его биологи-



Рис. 3.28. *Первичная структура (аминокислотная последовательность) инсулина. Молекула состоит из двух полипептидных цепей, удерживаемых вместе двумя дисульфидными мостиками.*

ческую функцию. В свою очередь эта аминокислотная последовательность определяется нуклеотидной последовательностью ДНК (гл. 23). Замена одной-единственной аминокислоты в молекуле данного белка может резко изменить его функцию, как это наблюдается, например, при так называемой серповидноклеточной анемии (гл. 25). Интересные данные могут быть получены в результате анализа аминокислотных после-

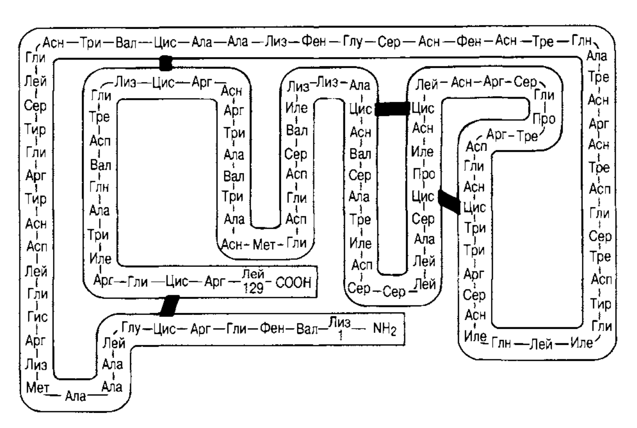


Рис. 3.29. *Первичная структура лизоцима. Лизоцим — это фермент, обнаруженный во многих тканях и секретах человеческого тела, в растениях и яичном белке. Этот фермент катализирует разрушение клеточных стенок бактерий. Молекула лизоцима состоит из одной полипептидной цепи, в которую входят 129 аминокислотных остатков. В молекуле имеется четыре внутрицепочечных дисульфидных мостика.*

довательностей гомологичных белков, принадлежащих разным биологическим видам; такие данные позволяют судить о возможном таксономическом родстве между этими видами. Вопрос этот будет обсуждаться в гл. 26.

3.12. *а) Напишите аминокислотные последовательности всех трипептидов, которые можно построить из двух разных аминокислот А и В.*

б) Исходя из того, что у вас при этом получилось, составьте формулу для определения числа различных трипептидов, которые могут быть построены из двух разных аминокислот.

в) Сколько полипептидов длиной в 100 аминокислотных остатков можно построить из двух разных аминокислот?

г) Сколько полипептидов длиной в 100 аминокислотных остатков (а это сравнительно небольшой белок) можно построить из всех 20 стандартных аминокислот?

д) Сколько пептидов или полипептидов (заданной длины) можно построить из всех 20 стандартных аминокислот?

Вторичная структура

Для всякого белка характерна, помимо первичной, еще и определенная **вторичная структура**. Обычно белковая молекула напоминает растянутую пружину. Это так называемая α-спираль, стабилизируемая множеством водородных связей, возникающих между находящимися поблизости друг от друга CO- и NH-группами. Атом водорода NH-группы одной аминокислоты образует такую связь с атомом кислорода CO-группы другой аминокислоты, отстоящей от первой

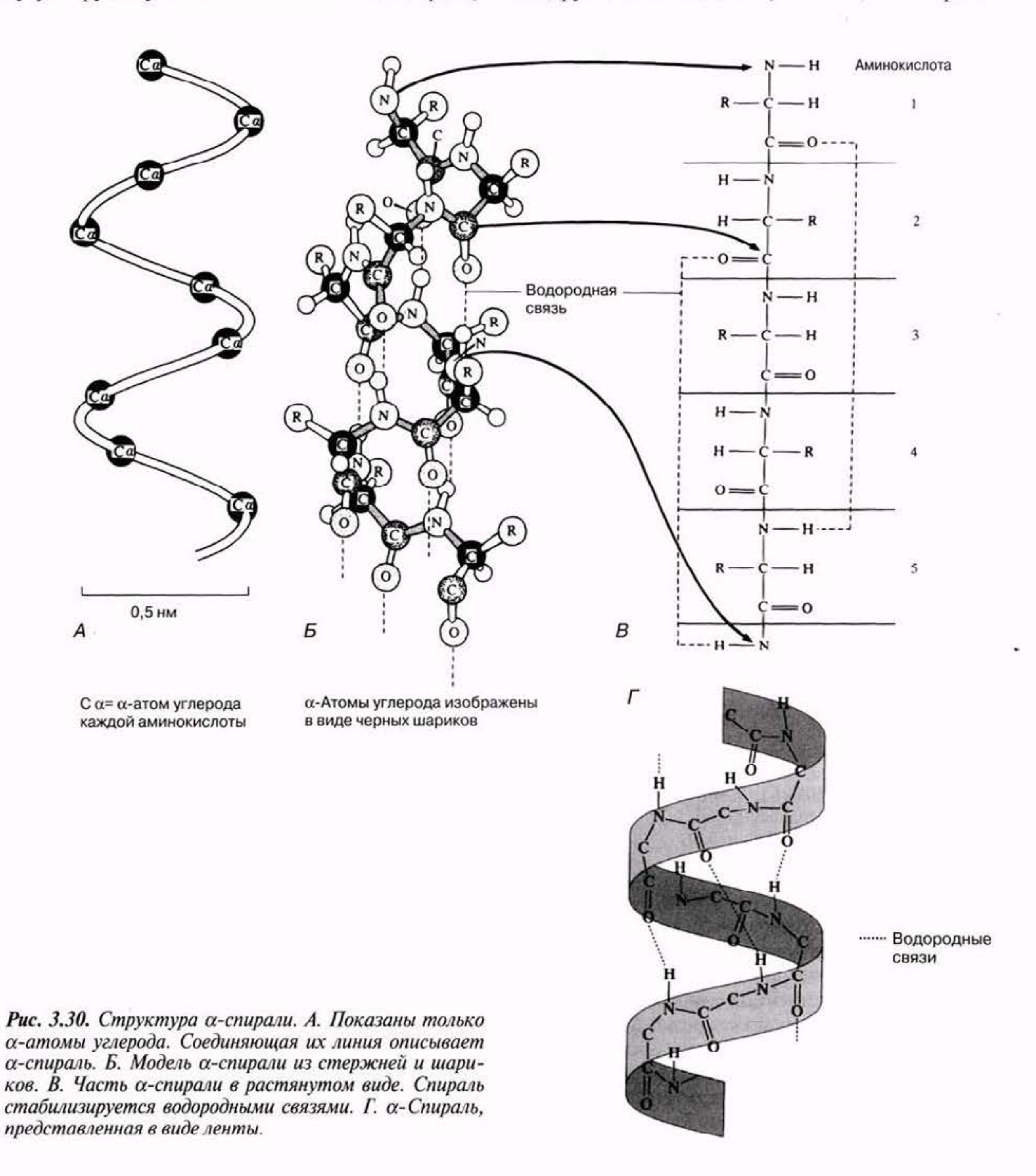


Рис. 3.30. *Структура α-спирали. А. Показаны только α-атомы углерода. Соединяющая их линия описывает α-спираль. Б. Модель α-спирали из стержней и шариков. В. Часть α-спирали в растянутом виде. Спираль стабилизируется водородными связями. Г. α-Спираль, представленная в виде ленты.*

на четыре аминокислотных остатка (рис. 3.30). Таким образом аминокислота 1 оказывается связанной с аминокислотой 5, аминокислота 2 — с аминокислотой 6 и т. д. Рентгеноструктурный анализ показывает, что на один виток спирали приходится 3,6 аминокислотного остатка.

Полностью α-спиральную конформацию и, следовательно, фибриллярную структуру имеет белок **кератин**. Это структурный белок волос, шерсти, ногтей, клюва, перьев и рогов, входящий также в состав кожи позвоночных. Твердость и растяжимость кератина варьируют в зависимости от числа дисульфидных мостиков между соседними полипептидными цепями (от степени сшивки цепей).

Теоретически все CO- и NH-группы могут участвовать в образовании водородных связей, так что α-спираль — это очень устойчивая, а потому и весьма распространенная конформация. Участки α-спирали в молекуле напоминают жесткие стержни. Тем не менее большинство белков существует в глобулярной форме, в которой также имеются участки β-слоя (см. ниже) и участки с нерегулярной структурой. Объясняется это тем, что образованию водородных связей препятствует ряд факторов: наличие некоторых аминокислотных остатков в полипептидной цепи, наличие дисульфидных мостиков между различными участками одной и той же цепи и, наконец, тот факт, что аминокислота пролин вообще неспособна образовывать водородные связи.

β-**Слой**, или **складчатый слой** — это другой тип вторичной структуры. Белок шелка **фиброин**, выделяемый шелкоотделительными железами гусениц шелкопряда при завивке коконов, представлен целиком именно этой формой. Фиброин состоит из ряда полипептидных цепей, вытянутых сильнее, чем цепи с конформацией α-спирали. Эти цепи уложены параллельно, но соседние цепи по своему направлению противоположны одна другой (антипараллельны; рис. 3.31). Они соединены друг с другом при помощи водородных связей, возникающих между C=O- и NH-группами соседних цепей. В этом случае в образовании водородных связей также принимают участие все NH- и C=O-группы, т. е. структура тоже весьма стабильна. Такая конформация полипептидных цепей называется β-конформацией, а структура в целом — **складчатым слоем**. Фиброин обладает высокой прочностью на разрыв и не поддается растяжению, но подобная организация полипептидных цепей делает шелк очень гибким. В глобулярных белках полипептидная цепь может складываться на себя, и тогда в этих точках глобулы возникают участки, имеющие структуру складчатого слоя.

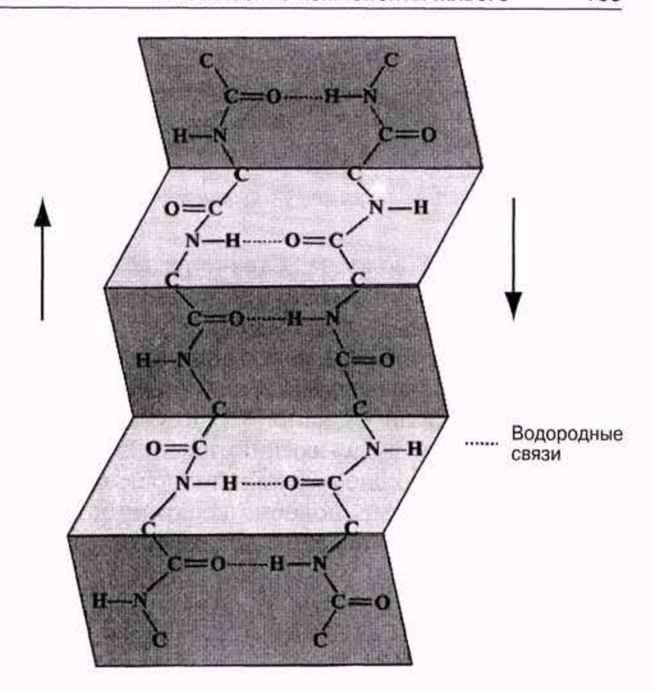


Рис. 3.31. *β-Слой, или складчатый слой. Цепи уложены параллельно и удерживаются в этом положении водородными связями между C=O- и NH-группами соседних цепей. Боковые группы (R) не показаны. Они располагаются под и над плоскостью складчатого слоя.*

Еще один способ организации полипептидных цепей мы находим у фибриллярного белка коллагена. Это тоже структурный белок, обладающий подобно кератину и фиброину высокой прочностью на разрыв. У коллагена три полипептидные цепи свиты вместе, как пряди в канате, образуя **тройную спираль**. В каждой полипептидной цепи этой сложной спирали, называемой **тропоколлагеном**, содержится около 1000 аминокислотных остатков. Отдельная полипептидная цепь представляет собой свободно свернутую спираль (но не α-спираль; рис. 3.32). Три цепи удерживаются вместе водородными связями. Из многих тройных спиралей, располагающихся параллельно друг другу и удерживаемых вместе ковалентными связями между соседними цепями, образуются фибриллы. Они в свою очередь

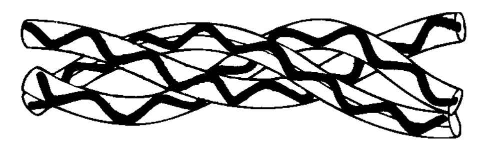


Рис. 3.32. Трехспиральная структура коллагена.

объединяются в волокна. Структура коллагена формируется, таким образом, поэтапно — на нескольких уровнях — подобно структуре целлюлозы. Коллаген также невозможно растянуть, и это его свойство существенно для той функции, которую он выполняет, например, в сухожилиях, костях и других видах соединительной ткани. Белки, существующие только в полностью спирализованной форме, подобно кератину и коллагену, представляют собой исключение среди прочих белков.

Третичная структура

У большинства белков полипептидные цепи свернуты особым образом в компактную глобулу. Способ свертывания полипептидных цепей глобулярных белков называется **третичной структурой**. Третичная структура поддерживается уже обсуждавшимися выше связями трех типов — ионными, водородными и дисульфидными, а также гидрофобными взаимодействиями (рис. 3.33). В количественном отношении наиболее важны именно гидрофобные взаимодейст-

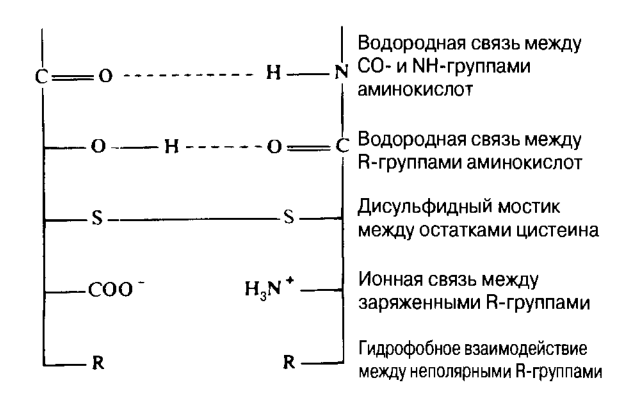


Рис. 3.33. Связи, стабилизирующие вторичную и третичную структуры белков. Для поддержания структуры особенно важны гидрофобные взаимодействия (объединения неполярных молекул или отдельных частей молекул), позволяющие исключить молекулы воды, что очень существенно, например, для мембран, учитывая водное окружение клетки.

вия; белок при этом свертывается таким образом, чтобы его гидрофобные боковые цепи были скрыты внутри молекулы, а гидрофильные, наоборот, выставлены наружу.

Для определения третичной структуры белков можно использовать метод рентгеновского анализа. В результате исследований, растянувшихся на несколько лет, Джон Кендрью и Макс Перуц (Kendrew, Perutz) к началу 1959 г. определили этим методом вторичную и третичную структуру миоглобина и предложили модель его молекулы (рис. 3.34). За эту работу в 1962 г. они были удостоены Нобелевской премии. Теперь для миоглобина были известны:

первичная структура — молекула представляет собой одну полипептидную цепь, построенную из 153 аминокислотных остатков (их последовательность была установлена в начале 60-х годов);

вторичная структура — около 75% цепи имеет α-спиральную конформацию (восемь спиральных участков);

третичная структура — α-спираль свернута нерегулярным образом в компактную глобулу;

простетическая группа — гемогруппа, или гем (содержит железо).

Миоглобин синтезируется в мышцах, где он служит для запасания кислорода. Как и в гемоглобине, кислород в его молекуле связывается с гемом; от гема зависит красный цвет мышц. Подробнее о функциях миоглобина мы будем говорить в гл. 14. Определение третичной структуры белков все еще остается весьма трудоемким процессом. В последнее время в молекулярной биологии все больше усилий затрачивается на попытки использовать компьютеры и прочую технику, которая позволила бы предсказывать третичную структуру белка исходя из его уже известной первичной и вторичной структуры. Это открыло бы возможности для конструирования белков с определенной структурой, предназначенных для определенных функций, что могло бы сыграть очень важную роль и в промышленности, и в медицине.

На рис. 3.34 представлено несколько способов изображения третичной структуры белка. Еще один способ показан на рис. 3.35. У белков с

А

H_2N — Вал — Лей — Сер — Глу — Гли — Глу — Три — Глн — Лей — (10) Вал — Лей — Гис — Вал — Тир — Ала — Лиз — Вал —

Глу — Ала — (20) Асп — Вал — Ала — Гли — Гис — Гли — Глн — Асп — Иле — Лей — (30) Иле — Арг — Лей — Фен — Лиз —

Сер — Гис — Про — Глу — Тре — (40) Лей — Глу — Лиз — Фен — Асп — Арг — Фен — Лиз — Гис — Лей — (50) Лиз — Тре —

Глу — Ала — Глу — Мет — Лиз — Ала — Сер — Глу — (60) Асп — Лей — Лиз — Гли — Гис — Гис — Глу — Ала — Глу —

Лей — (70) Тре — Ала — Лей — Гли — Ала — Иле — Лей — Лиз — Лиз — (80) Гли — Гис — Гис — Глу — Ала — Глу —

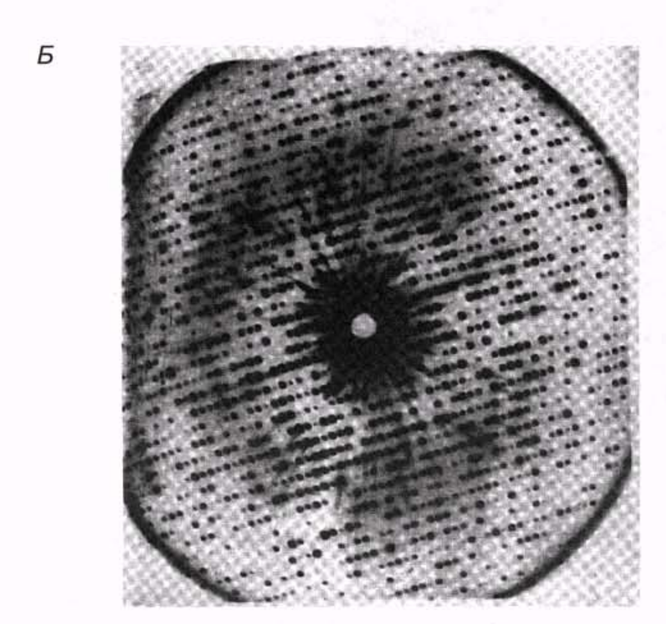
Лей — Лиз — Про — Лей — (90) Ала — Глн — Сер — Гис — Ала — Тре — Лиз — Гис — Лиз — Иле — (100) Про — Иле — Лиз —

Тир — Лей — Глу — Фен — Иле — Сер — Глу — (110) Ала — Иле — Иле — Гис — Вал — Лей — Гис — Сер — Арг — Гис —

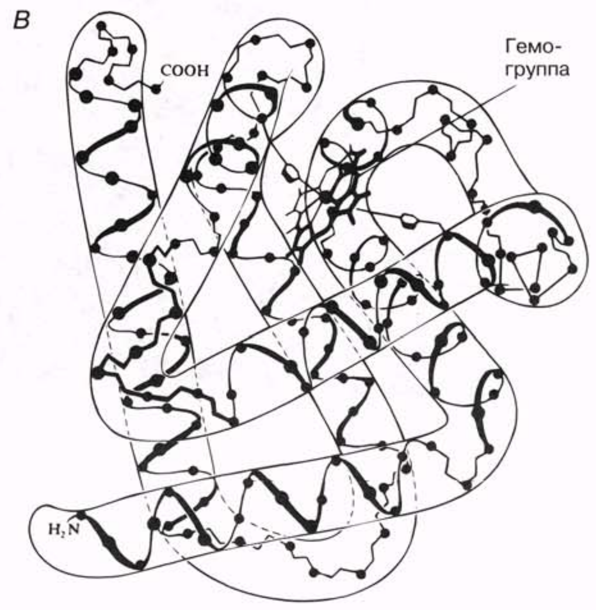
(120) Про — Гли — Асн — Фен — Гли — Ала — Асп — Ала — Глн — Гли — (130) Ала — Мет — Асн — Лиз — Ала — Лей — Глу —

Лей — Фен — Арг — (140) Лиз — Асп — Иле — Ала — Ала — Лиз — Тир — Лиз — Глу — Лей — (150) Гли — Тир — Глн — Гли — COOH

Б



В



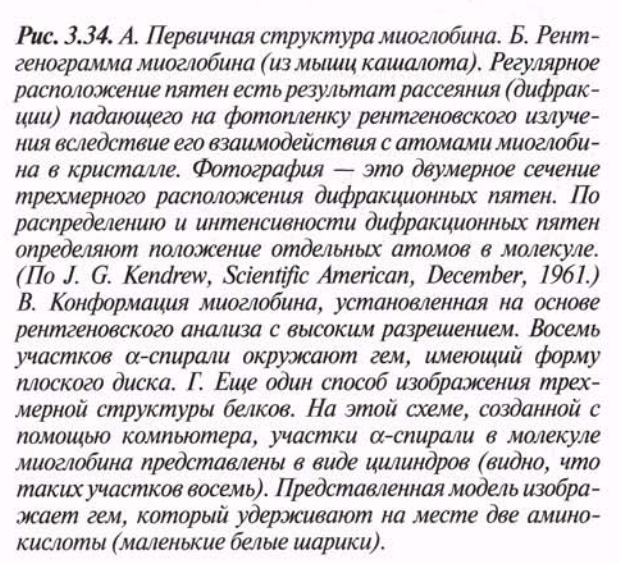
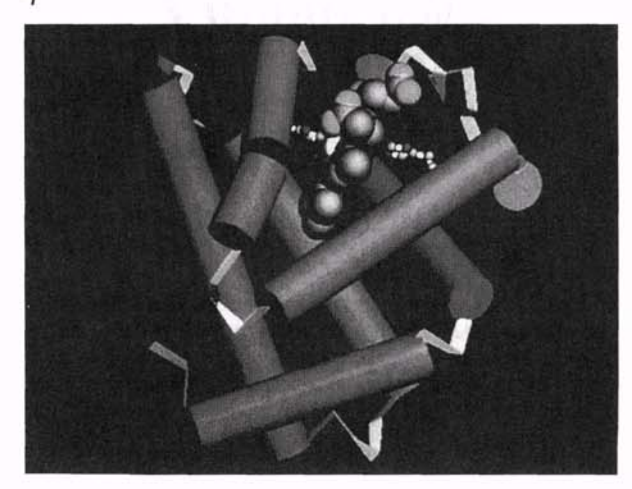


Рис. 3.34. А. Первичная структура миоглобина. Б. Рентгенограмма миоглобина (из мышц кашалота). Регулярное расположение пятен есть результат рассеяния (дифракции) падающего на фотопленку рентгеновского излучения вследствие его взаимодействия с атомами миоглобина в кристалле. Фотография — это двумерное сечение трехмерного расположения дифракционных пятен. По распределению и интенсивности дифракционных пятен определяют положение отдельных атомов в молекуле. (По J. G. Kendrew, Scientific American, December, 1961.) В. Конформация миоглобина, установленная на основе рентгеновского анализа с высоким разрешением. Восемь участков α-спирали окружают гем, имеющий форму плоского диска. Г. Еще один способ изображения трехмерной структуры белков. На этой схеме, созданной с помощью компьютера, участки α-спирали в молекуле миоглобина представлены в виде цилиндров (видно, что таких участков восемь). Представленная модель изображает гем, который удерживают на месте две аминокислоты (маленькие белые шарики).

Г



Д

Рис. 3.34. (Продолжение) Д. Модель миоглобина из стержней и шариков.



Рис. 3.35. Третичная структура лизоцима. Стрелками обозначены участки со структурой β-слоя. Регулярные витки — участки, имеющие структуру α-спирали. Остальная часть молекулы изображена в виде извитой ленты, а четыре дисульфидных мостика — в виде четырех зигзагов (см. рис. 3.29).

третичной структурой функция теснейшим образом зависит от точной формы молекулы. В этом особенно легко убедиться при знакомстве с ферментами (разд. 4.1.2).

Четвертичная структура

Многие белки с особо сложным строением состоят из нескольких полипептидных цепей, удерживаемых в молекуле вместе за счет гидрофобных взаимодействий, а также при помощи водородных и ионных связей. Способ совместной упаковки и укладки этих полипептидных цепей называют **четвертичной структурой** белка. Четвертичная структура имеется, например, у гемоглобина — содержащегося в эритроцих позвоночных красного пигмента, связывающего и переносящего кислород. Молекула гемоглобина состоит из четырех отдельных полипептидных цепей двух разных типов: из двух α-цепей и двух β-цепей. Цепи эти по своему строению напоми-

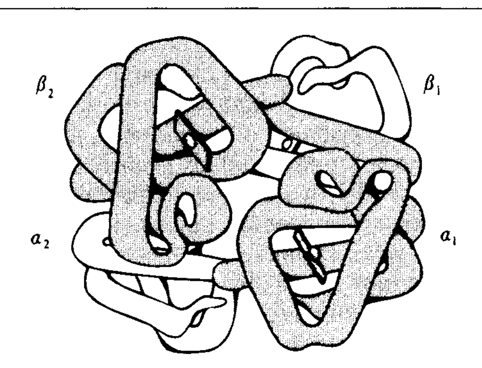


Рис. 3.36. Структура гемоглобина. Молекула состоит из четырех полипептидных цепей: двух α-цепей и двух β-цепей. С каждой цепью связана одна группа гема, к которой присоединяется молекула кислорода. Гемоглобин — пример белка, состоящего из отдельных субъединиц, т. е. обладающего четвертичной структурой.

нают полипептидную цепь миоглобина. Две α-цепи содержат по 141 аминокислотному остатку, а две β-цепи — по 146 остатков. Полную структуру гемоглобина определили Кендрью и Перуц. В схематическом виде она представлена на рис. 3.36.

Как и у других глобулярных белков, гидрофобные боковые цепи гемоглобина скрыты внутри молекулы, а гидрофильные выставлены наружу, что делает гемоглобин растворимым в воде. Мутация, вызывающая замену одной из гидрофильных аминокислот на гидрофобную и тем самым снижающая растворимость гемоглобина, служит причиной болезни, известной как серповидноклеточная анемия (гл. 25).

Некоторые вирусы, например вирус табачной мозаики, имеют белковую оболочку, состоящую из многих полипептидных цепей, упакованных высокоупорядоченным образом (см. рис. 2.18).

3.5.4. Денатурация и ренатурация белков

Под **денатурацией** понимают утрату трехмерной конформации, присущей данной белковой молекуле. Это изменение может носить временный или постоянный характер, но и в том, и в другом случае аминокислотная последовательность белка остается неизменной. При денатурации молекула развертывается и теряет способность выполнять свою обычную биологическую функцию. Вызывать денатурацию белков могут разнообразные факторы, перечисленные ниже.

НАГРЕВАНИЕ ИЛИ ИЗЛУЧЕНИЯ, например инфракрасное или ультрафиолетовое. Кинетическая энергия, сообщаемая белку, вызывает вибрацию его атомов, вследствие чего слабые водородные и ионные связи разрываются,и белок свертывается (коагулирует).

СИЛЬНЫЕ КИСЛОТЫ, СИЛЬНЫЕ ЩЕЛОЧИ И КОНЦЕНТРИРОВАННЫЕ РАСТВОРЫ СОЛЕЙ. Под действием этих реагентов ионные связи разрываются и белок коагулирует. Длительное воздействие реагента может вызвать разрыв и пептидных связей.

ТЯЖЕЛЫЕ МЕТАЛЛЫ. Положительно заряженные ионы тяжелых металлов (катионы) образуют прочные связи с отрицательно заряженными карбоксил-анионами R-групп белка и часто вызывают разрывы ионных связей. Они также снижают электрическую поляризацию белка, уменьшая его растворимость. Вследствие этого находящийся в растворе белок выпадает в осадок.

ОРГАНИЧЕСКИЕ РАСТВОРИТЕЛИ И ДЕТЕРГЕНТЫ. Эти реагенты нарушают гидрофобные взаимодействия и образуют связи с гидрофобными (неполярными) группами. В результате разрываются и внутримолекулярные водородные связи. Использование спирта в качестве дезинфицирующего средства основано именно на том, что он вызывает денатурацию белка любых присутствующих бактерий.

Ренатурация

Иногда денатурированный белок в подходящих условиях вновь спонтанно приобретает свою нативную структуру. Этот процесс называется **ренатурацией**. Ренатурация убедительно показывает, что третичная структура белка полностью определяется его первичной структурой и что сборка биологических объектов может осуществляться на основе немногих общих принципов.

3.6. ДНК и РНК — нуклеиновые кислоты

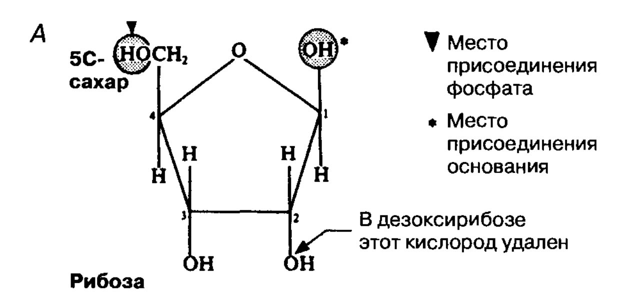
Нуклеиновые кислоты, как и белки, необходимы для жизни. Они представляют собой генетический материал всех живых организмов вплоть до самых простых вирусов. Название «нуклеиновые кислоты» отражает тот факт, что локализуются они главным образом в ядре (nucleus — ядро). При специфическом окрашивании на нуклеино-

вые кислоты ядра бывают очень хорошо видны в световом микроскопе.

Выяснение структуры ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты) — одного из двух существующих типов нуклеиновых кислот — открыло новую эпоху в биологии, так как позволило, наконец, понять, каким образом живые организмы хранят информацию, необходимую для регулирования их жизнедеятельности и каким образом передают эту информацию своему потомству. Выше (см. рис. 3.4) мы уже отметили, что нуклеиновые кислоты состоят из мономерных единиц, называемых **нуклеотидами**. Из нуклеотидов строятся чрезвычайно длинные молекулы — **полинуклеотиды**. Чтобы понять структуру полинуклеотидов, необходимо, следовательно, сначала ознакомиться с тем, как построены нуклеотиды.

3.6.1 Строение нуклеотидов

Молекула нуклеотида состоит из трех частей — пятиуглеродного сахара, азотистого основания и фосфорной кислоты.



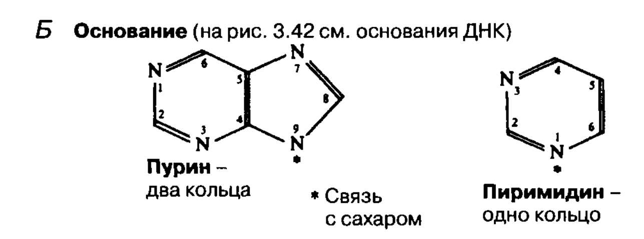




Рис. 3.37. Компоненты нуклеотидов.

САХАР. Сахар, входящий в состав нуклеотида, содержит пять углеродных атомов, т. е. представляет собой пентозу. В зависимости от вида пентозы, присутствующей в нуклеотиде, различают два типа нуклеиновых кислот — рибонуклеиновые кислоты (РНК), которые содержат рибозу, и дезоксирибонуклеиновые кислоты (ДНК), содержащие дезоксирибозу. В дезоксирибозе — ОН-группа при 2-м атоме углерода заменена на атом Н, т. е. в ней на один атом кислорода меньше, чем в рибозе (рис. 3.37).

ОСНОВАНИЯ. В обоих типах нуклеиновых кислот содержатся основания четырех разных видов: два из них относятся к классу пуринов и два — к классу пиримидинов. Основной характер этим соединениям придает включенный в кольцо азот. К числу пуринов относятся аденин (А) и гуанин (Г), а к числу пиримидинов — цитозин (Ц) и тимин (Т) или урацил (У) (соответственно в ДНК или РНК). Тимин химически очень близок к урацилу (он представляет собой 5-метилурацил, т. е. урацил, в котором у 5-го углеродного атома стоит метильная группа). В молекуле пуринов имеется два кольца, а в молекуле пиримидинов — одно.

Основания принято обозначать первой буквой их названия: А, Г, Т, У и Ц.

ФОСФОРНАЯ КИСЛОТА (рис. 3.37). Нуклеиновые кислоты являются кислотами потому, что в их молекуле содержится фосфорная кислота.

На рис. 3.38 показано, как сахар, основание и фосфорная кислота, объединяясь, образуют молекулу нуклеотида. Соединение сахара с основанием происходит с выделением молекулы воды, т. е. представляет собой реакцию конденсации. Для образования нуклеотида требуется еще одна реакция конденсации — между сахаром и фосфорной кислотой.

Разные нуклеотиды отличаются друг от друга природой сахаров и оснований, которые входят в их состав.

Роль нуклеотидов в организме не ограничичается тем, что они служат строительными блоками нуклеиновых кислот; некоторые важные коферменты также представляют собой нуклеотиды. Таковы, например, аденозинтрифосфат (АТФ), циклический аденозинмонофосфат (цАМФ), кофермент А, никотинамидадениндинуклеотид (НАД), никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ) и флавинадениндинуклеотид (ФАД) (разд. 4.5).

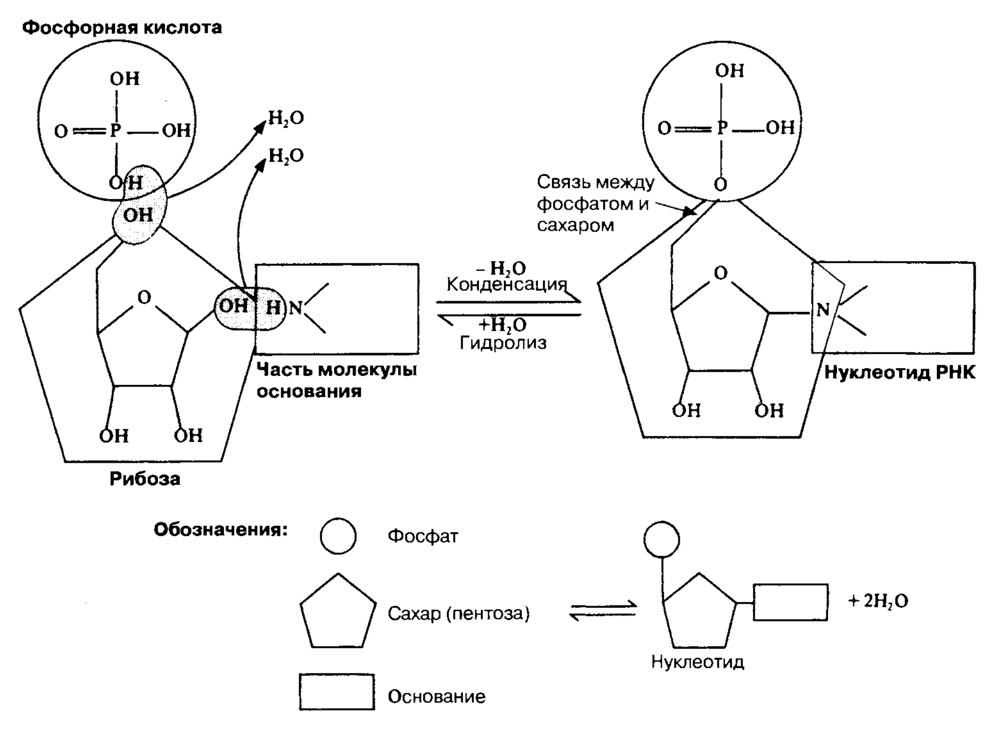


Рис. 3.38. Образование нуклеотида.

3.6.2. Образование динуклеотидов и полинуклеотидов

Два нуклеотида, соединяясь, образуют **динуклеотид** в результате реакции конденсации между фосфатной группой одного нуклеотида и сахаром другого, как это показано на рис. 3.39. При синтезе полинуклеотидов этот процесс повторяется несколько миллионов раз. Таким путем

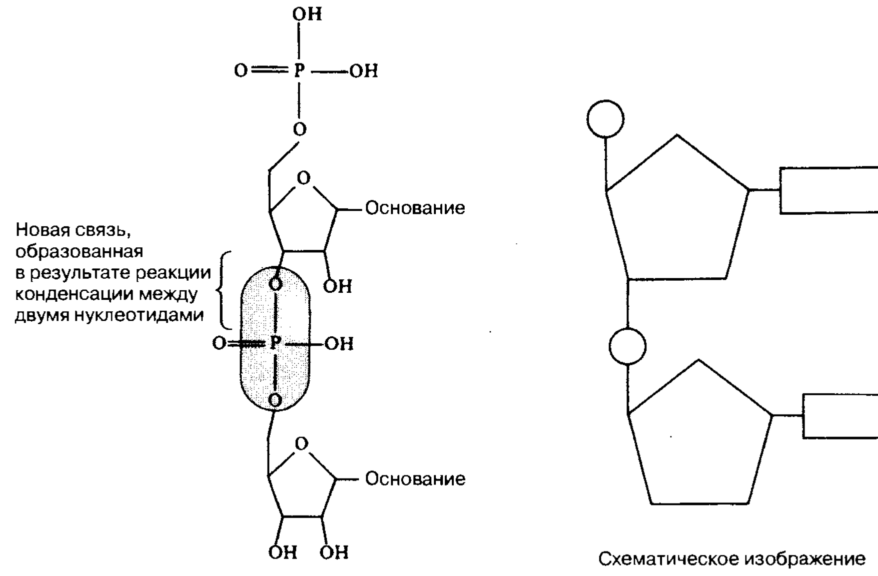


Рис. 3.39. Строение динуклеотида.

Сахарофосфатный остов

Полинуклеотид (нуклеиновая кислота), содержащий до $5 \cdot 10^6$ нуклеотидов

и т. д.

Рис. 3.40. Образование полинуклеотида.

строится неразветвленный сахарофосфатный остов полинуклеотида (рис. 3.40).

3.6.3. Структура ДНК

Нуклеиновые кислоты, подобно белкам, обладают первичной структурой (под которой подразумевается их нуклеотидная последовательность) и трехмерной структурой. Интерес к структуре ДНК усилился, когда в начале XX в. возникло предположение, что ДНК, возможно, представляет собой генетический материал. С данными, подтверждающими эту роль ДНК, мы познакомимся в гл. 23.

В начале пятидесятых годов американский химик лауреат Нобелевской премии Лайнус Полинг (Linus Pouling), уже изучивший к тому времени α-спиральную структуру, характерную для многих фибриллярных белков, обратился к исследованию структуры ДНК, которая, по имеющимся в то время сведениям, также представлялась фибриллярной молекулой. Одновременно в Королевском колледже в Лондоне Морис Уилкинс и Розалинда Франклин (Maurice Wilkins, Rosalind Franklin) пытались решить ту же проблему методом рентгеноструктурного анализа. Их иседования требовали долгой и трудоемкой работы по приготовлению чистых препаратов солей ДНК, для которых удавалось получать сложные дифракционные картины (рис. 3.41). С помощью этих картин можно было, однако, выявить лишь общую структуру молекулы ДНК, не столь детализованную, как та, которую давали возможность получить чистые кристаллы белка.

Тем временем Джеймс Уотсон и Фрэнсис Крик (James Watson, Francis Crick) в Кавендишской лаборатории Кембриджского университета избрали иной подход, который в конечном счете и обеспечил успешное решение проблемы. Используя все физические и химические данные, какие оказались в их распоряжении, Уотсон и Крик стали строить пространственные модели ДНК в надежде на то, что рано или поздно им удастся получить достаточно убедительную структуру, согласующуюся со всеми этими данными. История их поисков увлекательно описана Уотсоном в его книге «Двойная спираль».

Два обстоятельства оказались для Уотсона и Крика решающими. Во-первых, они имели возможность регулярно знакомиться с результатами

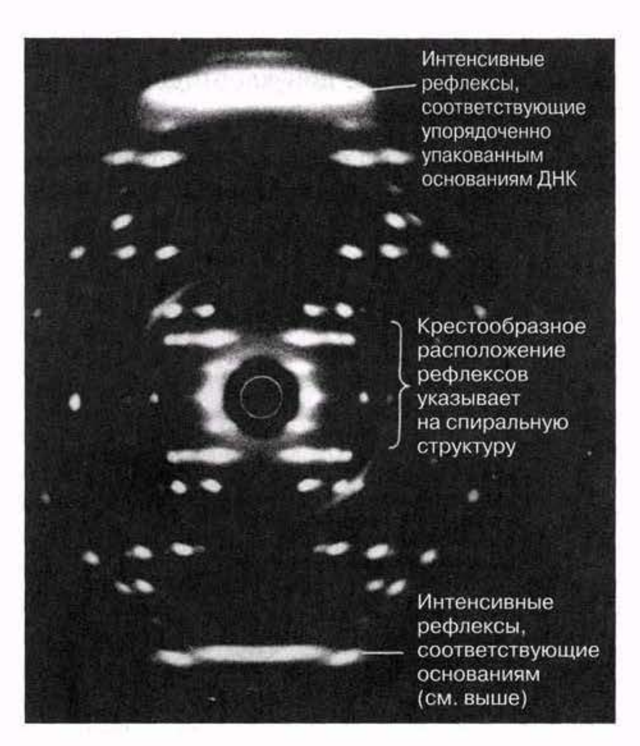


Рис. 3.41. Рентгенограмма нити ДНК. По таким рентгенограммам было впервые сделано заключение о двухспиральной структуре ДНК. (С разрешения J. M. Squire.)

Таблица 3.10. Относительные количества оснований в ДНК разных организмов

Организм	*Нуклеотидный состав, мол. %*			
	аденин	*гуанин*	*тимин*	*цитозин*
Человек	30,9	19,9	29,4	19,8
Овца	29,3	21,4	28,3	21,0
Курица	28,8	20,5	29,2	21,5
Черепаха	29,7	22,0	27,9	21,3
Лосось	29,7	20,8	29,1	20,4
Морской еж	32,8	17,7	32,1	17,3
Саранча	29,3	20,5	29,3	20,7
Пшеница	27,3	22,7	27,1	22,8
Дрожжи	31,3	18,7	32,9	17,1
Escherichа coli (бактерия)	24,7	26,0	23,6	25,7
Бактериофаг φX174 (вирус)	24,6	24,1	32,7	18,5

работ Уилкинса и, сопоставляя с его рентгенограммами свои модели, могли таким образом проверять эти модели. Рентгенограммы же Уилкинса убедительно свидетельствовали в пользу спиральной структуры (рис. 3.41) с периодичностью 0,34 нм вдоль оси. Во-вторых, Уотсон и Крик отдавали себе отчет в важном значении закономерностей, касающихся соотношения различных оснований в ДНК. Обнаружил эти закономерности и сообщил о них в 1951 г. Эрвин Чаргафф (Erwin Chargaff). Это открытие, однако, при всей своей важности не привлекло к себе должного внимания. В табл. 3.10 мы приводим некоторые из данных Чаргаффа, дополнив их результатами более поздних исследований.

> **3.13.** *Ознакомьтесь с таблицей. Какой вывод она позволяет сделать о соотношении различных оснований в молекулах ДНК?*

Уотсон и Крик задались целью проверить предположение, что молекула ДНК состоит из двух спиральных полинуклеотидных цепей, удерживаемых вместе благодаря спариванию оснований, принадлежащих соседним цепям. Основания удерживаются вместе водородными связями.

> **3.14.** *Если эта модель верна, можно ли на основе данных Чаргаффа предсказать, какие основания должны соединяться друг с другом в пары?*

Как основания соединяются в пары с помощью водородных связей, показано на рис. 3.42. Аденин спаривается с тимином, а гуанин — с цитозином; АТ-пара соединяется двумя водородными связями, а ГЦ-пара — тремя. Уотсон попытался представить себе такой порядок спаривания оснований и позже вспоминал об этом так: «От радости я почувствовал себя на седьмом небе, ибо тут я уловил возможный ответ на мучившую нас загадку: почему число остатков пуринов в точности равно числу остатков пиримидинов?»[1] Уотсон увидел, что при таком сочетании основания оказываются очень точно подогнанными друг к другу и что общий размер и форма двух этих пар оснований одинаковы, так как обе пары содержат по три кольца

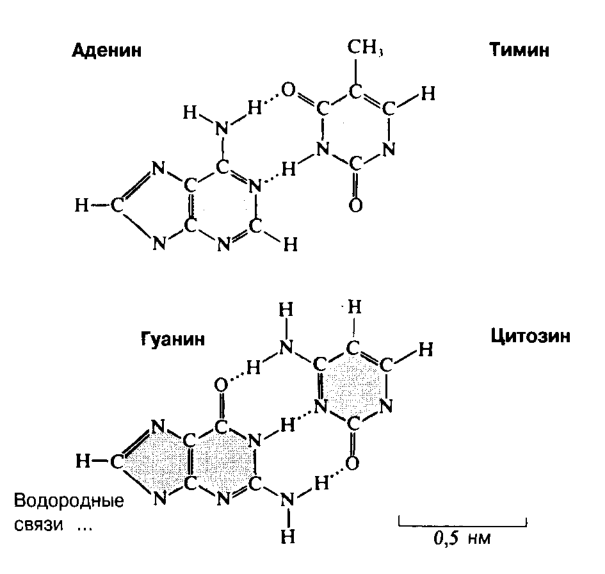


Рис. 3.42. Спаривание оснований — аденина с тимином и гуанина с цитозином.

[1] Из «The Double Helix» James D. Watson, Weidenfeld, Nicolson, 1968.

(рис. 3.42). Водородные связи при других сочетаниях оснований в принципе возможны, но они гораздо слабее. После того как все эти обстоятельства выяснились, можно было наконец приступить к созданию достоверной модели ДНК, той, которая изображена на рис. 3.43--3.45.

Строение молекулы ДНК

Уотсон и Крик показали, что ДНК состоит из двух полинуклеотидных цепей. Каждая цепь закручена в спираль вправо, и обе они свиты вместе, т. е. закручены вправо вокруг одной и той же оси, образуя двойную спираль (рис. 3.43). Цепи **антипараллельны**, т. е. направлены в противоположные стороны. Каждая цепь состоит из сахарофосфатного остова, вдоль которого перпендикулярно длинной оси двойной спирали распола-

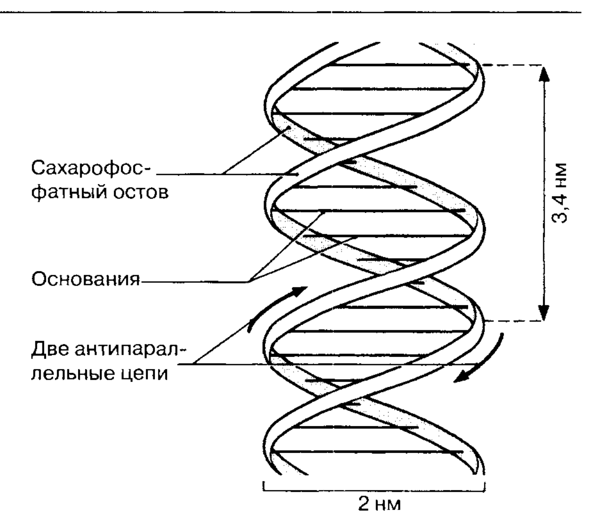


Рис. 3.43. Схематическое изображение структуры ДНК. На один полный оборот спирали приходится 10 пар оснований (расстояние между соседними парами оснований равно 0,34 нм).

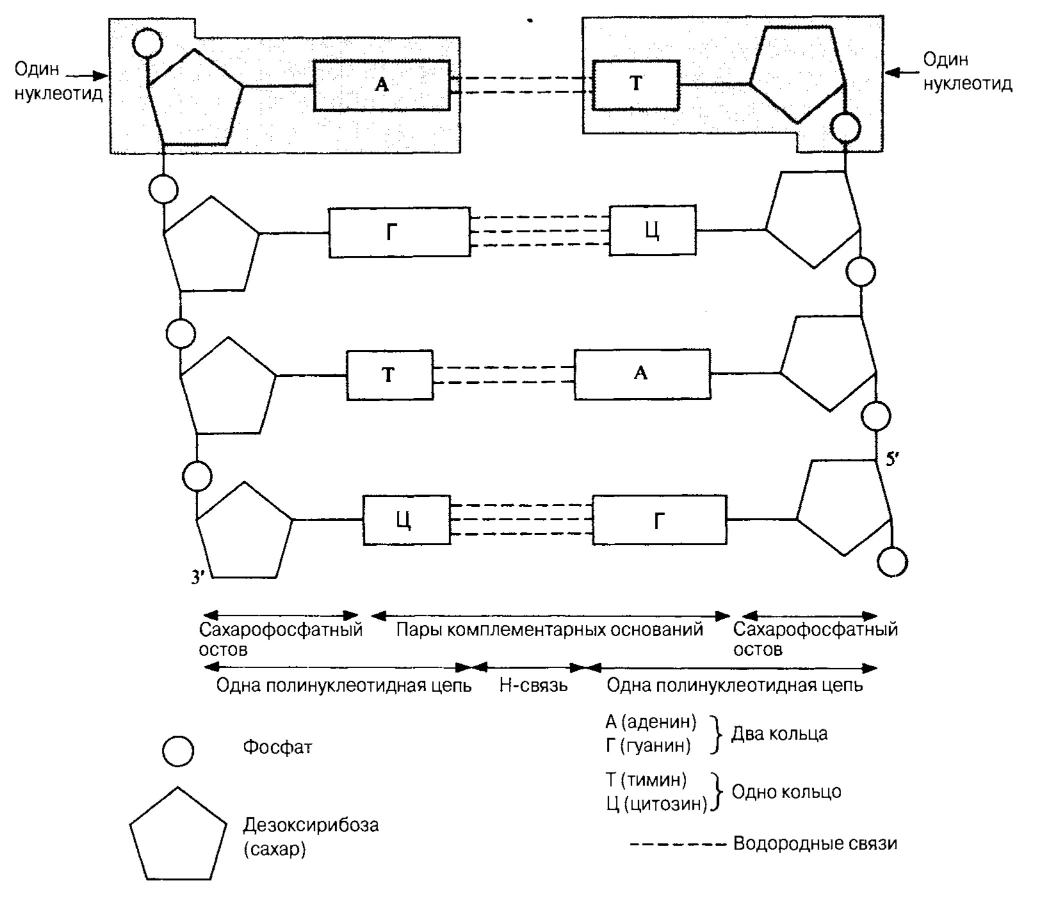


Рис. 3.44. ДНК (схематическое изображение развернутых цепей).

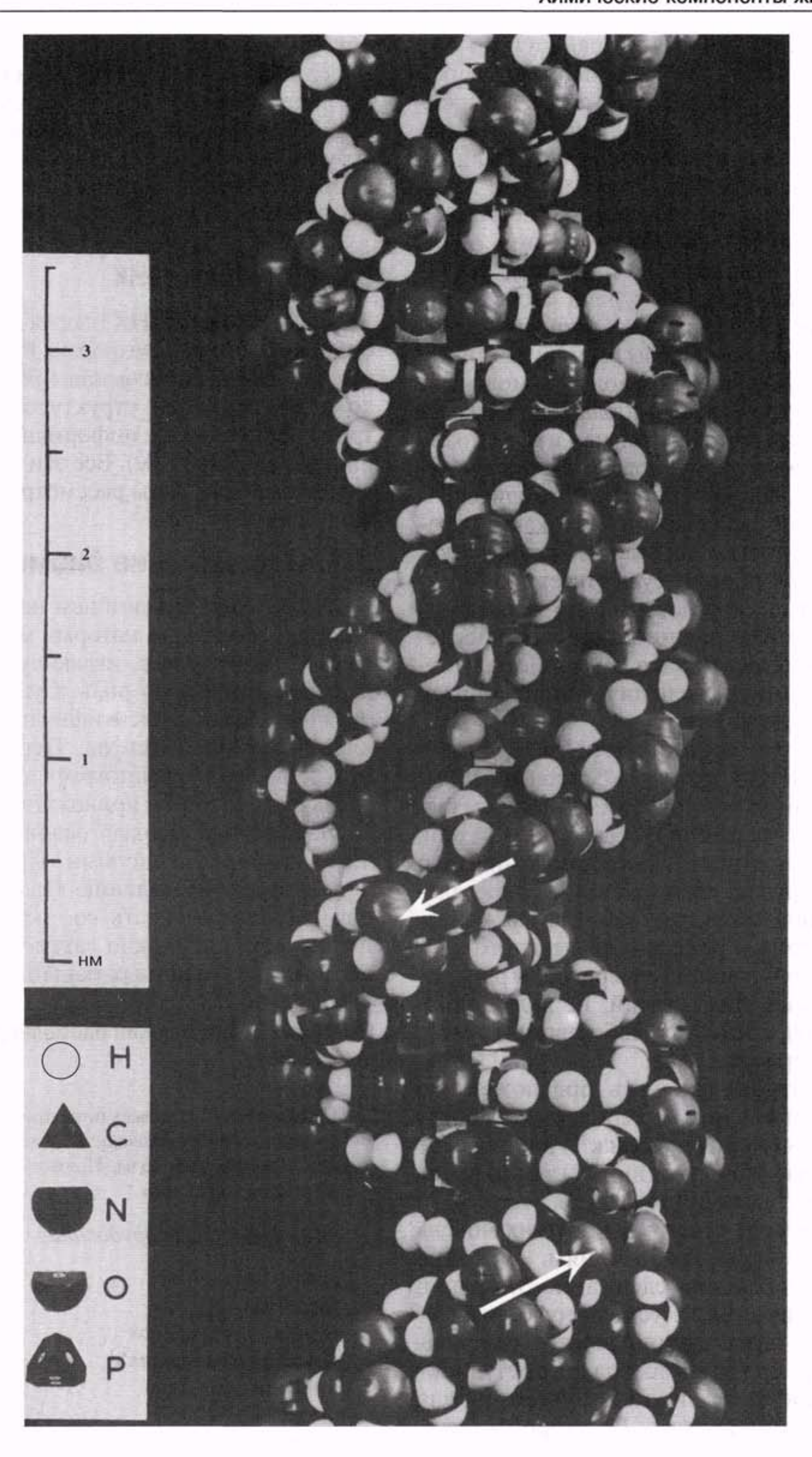


Рис. 3.45. Пространственная модель ДНК. Стрелки указывают направление антипараллелльных сахарофосфатных остовов двух полинуклеотидных цепей.

гаются основания; находящиеся друг против друга основания двух противоположных цепей двойной спирали связаны между собой водородными связями (рис. 3.44). Сахарофосфатные остовы двух цепей двойной спирали хорошо видны на пространственной модели ДНК (рис. 3.45). Расстояние между сахарофосфатными остовами двух цепей постоянно и равно расстоянию, занимаемому парой оснований, т. е. одним пурином и одним пиримидином. Два пурина занимали бы слишком много места, а два пиримидина — слишком мало для того,чтобы заполнить промежутки между двумя цепями. Вдоль оси молекулы соседние пары оснований располагаются на расстоянии 0,34 нм одна от другой, чем и объясняется обнаруженная на рентгенограммах периодичность. Полный оборот спирали приходится на 3,4 нм, т. е. на 10 пар оснований. Никаких ограничений относительно последовательности нуклеотидов в одной цепи не существует, но в силу правила спаривания оснований эта последовательность в одной цепи определяет собой последовательность нуклеотидов в другой цепи. Поэтому мы говорим, что две цепи двойной спирали **комплементарны** друг другу.

Уотсон и Крик опубликовали сообщение о своей модели ДНК в журнале «Nature» в 1953 г., а в 1962 г. они вместе с Морисом Уилкйнсом были удостоены за эту работу Нобелевской премии. В том же году получили Нобелевскую примию Кендрью и Перуц за свои работы по определению трехмерной структуры белков, также выполненные методом рентгеноструктурного анализа. Розалинду Франклин, умершую от рака ранее присуждения этих премий, не включили в число лауреатов, поскольку Нобелевская премия посмертно не присуждается.

Для того чтобы признать предложенную структуру генетическим материалом, требовалось показать, что она способна: 1) нести в себе закодированную информацию и 2) точно воспроизводиться (реплицироваться). Уотсон и Крик отдавали себе отчет в том, что их модель удовлетворяет этим требованиям. В конце своей первой статьи они сдержанно отметили: «От нашего внимания не ускользнуло, что постулированное нами специфическое спаривание оснований сразу же позволяет постулировать и возможный механизм копирования для генетического материала»[1]. Во второй статье, опубликованной в том же 1953 г., они обсудили выводы, которые следовали из их модели, в генетическом плане (о них мы будем говорить в гл. 23). Это открытие, показавшее, сколь явно структура может быть связана с функцией уже на молекулярном уровне, дало мощный толчок развитию молекулярной биологии.

[1] Watson J. D., Crick F. H. C. (1953) Nature, **171**, 737.

3.6.4. Структура РНК

РНК в отличие от ДНК бывает по большей части одноцепочечной. Две формы РНК — транспортная (тРНК) и рибосомная (рРНК) — обладают довольно сложной структурой. Существует и третья форма — это информационная, или матричная, РНК (мРНК). Все эти формы участвуют в синтезе белка, и мы рассмотрим их в гл. 23.

3.7. Определение биомолекул

В этом разделе мы опишем некоторые простые опыты, с помощью которых можно определять различные вещества, играющие в клетках важную биологическую роль. Существуют и более сложные методы идентификации и разделения клеточных компонентов. Первое место среди них занимают хроматография и электрофорез; их мы рассмотрим в приложении (т. 3).

Желательно сначала освоить методику анализов, работая с чистыми образцами веществ, подлежащих определению. Овладев методикой и научившись различать соответствующие изменения окраски, можно затем приступить к исследованию различных тканей.

Опыт 3.1. Определение биомолекул в чистом виде

ВНИМАНИЕ! При всех описанных здесь анализах нагревание следует проводить на водяной бане при температуре кипения воды. Прямое нагревание пробирок на огне недопустимо.

Материалы и оборудование

Лакмусовая бумага
Пробирки
Штатив для пробирок
Бунзеновская горелка
Пипетки
Шпатель
Шприц (1 мл)
Раствор иода в иодистом калии
Реактив Бенедикта

Разбавленная серная кислота
Гидрокабронат натрия (питьевая сода)
Судан III
Реактив Миллона
Реактив Фелинга
5%-ный раствор гидроксида калия
1%-ный раствор сульфата меди
Раствор дихлорфенолиндофенола (ДХФИФ)
1%-ный раствор крахмала (желательно из кукурузной муки)
1%-ный раствор глюкозы
1%-ный раствор сахарозы (следует использовать химически чистую сахарозу, не содержащую примеси какого-либо редуцирующего сахара)
Оливковое или кукурузное масло
Абсолютный спирт
Яичный альбумин
1%-ный раствор лактозы
1%-ный раствор фруктозы

Углеводы

РЕДУЦИРУЮЩИЕ САХАРА. К редуцирующим сахарам относятся все моносахариды, например глюкоза и фруктоза, и некоторые дисахариды, например мальтоза. Среди наиболее распространенных сахаров единственный *нередуцирующий* сахар — это сахароза (дисахарид). Используйте для анализа 0,1—1%-ные растворы сахарозы.

Процедура	*Наблюдаемый результат*	*Объяснение*
Реакция Бенедикта Влить в пробирку 2 мл раствора редуцирующего сахара. Добавить равное количество раствора Бенедикта. Встряхнуть и осторожно довести до кипения, продолжая непрерывно встряхивать, чтобы жидкость не выбросило из пробирки	Синяя окраска раствора сменяется зеленой, а затем желтоватой; в конце выпадает кирпично-красный осадок	Раствор Бенедикта содержит сульфат меди. Редуцирующие сахара восстанавливают растворимый синий сульфат меди, содержащий ионы меди(II) [Cu^{2+}], до нерастворимого кирпично-красного осадка оксида меди(I). Оксид меди выпадает в осадок

ПРИМЕЧАНИЕ. Реакция **полуколичественная**, иначе говоря, она позволяет лишь грубо оценить количество редуцирующего сахара, присутствующего во взятой пробе. Окраска осадка переходит от зеленой к желтой, оранжевой и кирпично-красной с увеличением количества редуцирующего сахара. (Зеленый цвет — это результат смешения появившегося желтого осадка с синим раствором сульфата меди.)

Процедура	*Наблюдаемый результат*	*Объяснение*
Реакция Фелинга Влить в пробирку 2 мл раствора редуцирующего сахара. Добавить 1 мл реактива Фелинга А и 1 мл реактива Фелинга В. Встряхивая, довести до кипения	Начальная синяя окраска смеси переходит в зеленую, затем в желтую, после чего выпадает кирпично-красный осадок	То же, что и для реакции Бенедикта

ПРИМЕЧАНИЕ. Реакция Фелинга не столь удобна, как реакция Бенедикта, потому что реактивы А и В приходится до анализа хранить отдельно. Чувствительность ее также ниже.

НЕРЕДУЦИРУЮЩИЕ САХАРА. Наиболее распространенный из нередуцирующих сахаров — это сахароза, относящаяся к дисахаридам. Если известно, что редуцирующие сахара в исследуемом растворе отсутствуют (т. е. если предыдущая реакция дала для этого раствора отрицательный результат), то появление кирпично-красного осадка в реакции, описанной ниже, свидетельствует о присутствии какого-то нередуцирующего сахара. Если же было доказано, что в исследуемом растворе содержатся редуцирующие сахара, то в описанной ниже реакции будет получен более обильный осадок, нежели в предыдущей реакции, при наличии в растворе также и какого-либо нередуцирующего сахара.

Процедура	Наблюдаемый результат	Объяснение
Влить в пробирку 2 мл раствора сахарозы. Добавить 1 мл разбавленной соляной кислоты. Кипятить в течение 1 мин. Осторожно нейтрализовать гидрокарбонатом натрия, проверяя лакмусовой бумажкой (осторожность требуется потому, что жидкость вскипает). Провести реакцию Бенедикта	Как в реакции Бенедикта	При кипячении с разбавленной соляной кислотой дисахарид гидролизуется до моносахаридных единиц. Сахароза расщепляется на глюкозу и фруктозу. Обе они представляют собой редуцирующие сахара и в реакции Бенедикта дают соответствующие результаты

КРАХМАЛ. Растворим в воде очень слабо, образует в ней коллоидные суспензии. Анализ можно проводить как с суспензией, так и с сухим крахмалом.

Процедура	Наблюдаемый результат	Объяснение
Иодная реакция Влить в пробирку 2 мл 1%-ного раствора крахмала. Добавить несколько капель раствора I_2/KI Второй вариант: нанести раствор на сухой крахмал	Под действием раствора I_2/KI крахмал окрашивается в темно-синий цвет	Образуется полииодидный комплекс с крахмалом

ЦЕЛЛЮЛОЗА И ЛИГНИН. См. приложение 2 (окрашивание) в т. 3.

Липиды

К липидам относятся масла (например, кукурузное и оливковое), жиры и воска.

Процедура	Наблюдаемый результат	Объяснение
Проба с суданом III Судан III — красный краситель. Добавить 2 мл масла к 2 мл воды, налитой в пробирку. Добавить несколько капель судана III и встряхнуть	Окрасившийся в красный цвет слой масла располагается поверх воды. Вода остается неокрашенной	Жировые глобулы окрашиваются в красный цвет и всплывают, потому что их плотность ниже плотности воды
Эмульсионная проба Добавить 2 мл жира или масла в пробирку, содержащую 2 мл абсолютного спирта. Сильно встряхнуть для растворения липида. Добавить равное количество холодной воды	Образуется мутная белая суспензия	Липиды с водой не смешиваются. При добавлении воды к спиртовому раствору липида образуется эмульсия; мельчайшие липидные капельки, взвешенные в воде, отражают свет, вследствие чего эмульсия кажется белой и опалесцирует
Проба с жировым пятном Нанести каплю исследуемого образца на бумагу. Выждать некоторое время, чтобы дать испариться воде, которая могла туда попасть. Можно слегка прогреть бумагу — это ускорит процесс	На бумаге останется прозрачное пятно	

Белки

Для этих анализов очень подходит альбумин куриного яйца

Процедура	Наблюдаемый результат	Объяснение
Реакция Миллона Влить 2 мл раствора или суспензии белка в пробирку. Добавить 1 мл реактива Миллона и вскипятить. ВНИМАНИЕ! Реактив Миллона ядовит — будьте осторожны!	Выпадает белый осадок, который при кипячении коагулирует и окрашивается в красный или оранжево-розовый цвет	Реактив Миллона — это раствор ртути(II) в азотной кислоте, содержащей примесь азотистой кислоты. Аминокислота тирозин содержит фенильную группу, реакция которой с реактивом Миллона приводит к образованию красного комплекса ртути(II). Это неспецифическая реакция, характерная для всех фенолов. Белок при нагревании обычно коагулирует, т. е. дает плотный осадок. Из всех белков, используемых для такого анализа, не содержит тирозина один только желатин
Биуретовая реакция Влить в пробирку 2 мл раствора белка. Добавить равный объем 5%-ного гидроксида калия и перемешать. Добавить 2 капли 1%-ного раствора сульфата меди и перемешать. Нагревания не требуется	Медленно появляется розовато-фиолетовая или пурпурная окраска	Это реакция на соединения, содержащие пептидные связи. В присутствии разбавленного раствора сульфата меди в щелочной среде атомы азота пептидной цепи образуют окрашенный в пурпурный цвет комплекс с ионами меди(II) [Cu^{2+}]. Биурет (производное мочевины) тоже содержит группу —CONH— и поэтому дает такую реакцию

Витамин С (аскорбиновая кислота)

Данный метод можно при необходимости использовать для количественного определения. В этом случае указанные объемы следует отмерять очень точно. Подходящим источником витамина С может служить свежий апельсиновый или лимонный сок в смеси с дистиллированной водой (1:1). Можно использовать также имеющиеся в продаже таблетки витамина С.

Процедура	Наблюдаемый результат	Объяснение
Стандартом служит 0,1%-ный раствор аскорбиновой кислоты. Влить 1 мл ДХФИФ в пробирку. Набрать в шприц на 1 мл 0,1%-ный раствор аскорбиновой кислоты. Добавить аскорбиновую кислоту к ДХФИФ по каплям, слегка помешивая иглой шприца. (Не встряхивать[1].) Продолжить это до тех пор, пока синий раствор ДХФИФ не обесцветится. Отметить израсходованный объем аскорбиновой кислоты	Исчезновение синей окраски — раствор обесцвечивается	ДХФИФ — синий краситель — восстанавливается аскорбиновой кислотой (сильным восстановителем) до бесцветного соединения

[1] Встряхивание раствора может привести к окислению аскорбиновой кислоты кислородом воздуха. Можно проверить самому, как отразится на результатах опыта встряхивание и кипячение.

ДНК

См. табл. 5.5.

3.15. *Как можно определить концентрацию аскорбиновой кислоты в полученной пробе?*

3.16. *Вам даны три раствора сахара: в одном содержится глюкоза, в другом – смесь глюкозы и сахарозы, в третьем – сахароза.*

а) *Как вы определите, какой сахар содержится в каждом из этих растворов?*

б) *Кратко опишите дальнейшие процедуры, с помощью которых можно подтвердить правильность вашего ответа (допустим, что в вашем распоряжении имеется нужный прибор и что время позволяет провести такие определения).*

3.17. *Как можно приготовить 100 мл 10%-ного раствора глюкозы?*

3.18. *В вашем распоряжении имеются в качестве исходных растворов 10%-ный раствор глюкозы и 2%-ный раствор сахарозы. Как можно приготовить из них 100 мл смеси с конечной концентрацией 1% сахарозы и 1% глюкозы?*

Опыт 3.2. Определение биомолекул в тканях

Биохимику часто приходится выявлять присутствие тех или иных биомолекул или определять их количество в живых тканях, т. е. вести качественный или количественный анализ. Иногда эти определения можно выполнять непосредственно на самой ткани, но нередко им должен предшествовать тот или иной процесс экстракции или очистки.

Полезно потренироваться на каких-либо обычных пищевых продуктах или на растительном материале, определяя в них те биомолекулы, о которых шла речь в опыте 3.1. Там, где это возможно, мы предлагаем процедуру экстрагирования, которая позволит использовать для анализа чистый бесцветный раствор. Усвоив смысл таких процедур, студент сможет при необходимости сам предложить аналогичные методики.

Материалы и оборудование

Все, что перечислено в опыте 3.1 (от начала и до раствора ДХФИФ)
Ступка с пестиком
Микроскоп
Предметные и покровные стекла
Лезвие бритвы
Часовое стекло
Раствор Шульца
Флороглюцин + концентрированная соляная кислота
Клубень картофеля
Яблоко
Вата
Одревесневший стебель
Семена/орехи
Намоченный горох
Бобы

Микроскопическое исследование тонких срезов ткани

Метод пригоден для знакомства с теми отложениями запасных веществ, которые можно видеть под микроскопом, например с крахмальными зернами в клубне картофеля.

Микроскопическое исследование срезов с соответствующим окрашиванием или какой-либо иной химической обработкой

Метод пригоден для выявления перечисленных ниже веществ.

Редуцирующие сахара. Поместить срез в несколько капель реактива Бенедикта и осторожно нагреть до кипения; при необходимости добавить воды, чтобы предотвратить высыхание.

Крахмал. Поместить в разбавленный раствор I_2/KI.

Белок. Поместить срез в несколько капель реактива Миллона и осторожно нагреть до кипения; при необходимости добавить воды, чтобы предотвратить высыхание.

Масла и жиры. Окрасить исследуемый материал, например семена, суданом III, после чего промыть водой и(или) 70%-ным спиртом. Приготовить срезы и заключить в соответствующую среду.

Целлюлоза, лигнин и т. п. См. табл. 5.5.

Исследование прозрачных водных растворов

Обесцветить ткань, если в этом есть необходимость. Присутствующие в ткани пигменты могут мешать цветным реакциям, но обычно эти пигменты легко удалить из ткани органическими растворителями, например 80%-ным этанолом или 80%-ным пропаноном (ацетоном) (*беречь от соприкосновения с открытым огнем*). Следует, однако, помнить, что эти растворители могут удалять из ткани липиды и растворимые сахара. Методика пригодна для извлечения хлорофилла из листьев.

Гомогенизация материала. Сахара и белки. Кусочки предназначенного для исследования материала растереть в кашицу с небольшим количеством воды при помощи ступки или миксера. Растертый материал процедить через несколько слоев тонкой кисеи или нейлона, предварительно смоченных водой, и либо отфильтровать, либо отцентрифугировать для удаления твердых частиц. Это может и не потребоваться, если суспензия окажется высокодисперсной и практически бесцветной. Прозрачный раствор анализируют как обычно, а если нужно, приготовляют из него соответствующие разведения. Твердый осадок, если он представляет интерес, также может быть подвергнут анализу.

Липиды. Растереть материал, перенести в пробирку и вскипятить. Липиды отделяются в виде капелек масла. Провести окрашивание суданом III. Можно вместо этого приготовить эмульсию из тонко наструганного ядра ореха или других пищевых продуктов (которые могут быть и окрашенными) и провести эмульсионную пробу.

Описанная методика пригодна для выявления в различных материалах указанных ниже веществ.

Фрукты (например, яблоки или апельсины)	(витамин С, сахара)
Орехи	(масла)
Семена клещевины	(масло)
Семена гороха	(белок)
Семена сосны	(белок, масло)
Картофель	(крахмал, витамин С)
Яйца	(белок)

Исследуемые материалы можно подразделить на фракции и затем каждую такую фракцию, например семена, мякоть плодов, кожуру или сок, исследовать по отдельности.



ФЕРМЕНТЫ

Ферменты можно определить как биологические катализаторы. **Катализатором** называют вещество, ускоряющее реакцию, но само в реакции не изменяющееся. Поскольку ферменты представляют собой белковые молекулы, синтезируемые в живой клетке, их называют *биологическими* катализаторами. В любой клетке человеческого тела содержатся тысячи ферментов. Они катализируют многочисленные химические реакции, протекающие здесь при температурах, совместимых с жизнью, т. е. в пределах от 5 до 40 °С. Чтобы эти реакции с той же скоростью осуществлялись вне организма, потребовались бы высокие температуры и резкие изменения некоторых других условий, что было бы для клетки губительным. Ферменты абсолютно необходимы, поскольку без них реакции в клетке протекали бы слишком медленно и не могли бы поддерживать жизнь.

Вещество, превращения которого катализирует данный фермент, называют **субстратом** этого фермента. Соединяясь с субстратом, фермент образует короткоживущий фермент-субстратный комплекс. В таком комплексе шансы на то, что реакция произойдет, значительно возрастают. По завершении реакции фермент-субстратный комплекс распадается на **продукт** (или **продукты**) и фермент. Фермент в реакции не изменяется и по ее окончании может снова взаимодействовать с новой молекулой субстрата:

Субстрат (S) + Фермент (E) $\rightleftharpoons$ Фермент-субстратный комплекс (ES) $\rightleftharpoons$ Комплекс фермент–продукт (EP) $\rightleftharpoons$ Фермент (E) + Продукт (P) (продукты)

или:

$$E + S \rightleftharpoons ES \rightleftharpoons EP \rightleftharpoons E + P$$

Анаболизм и катаболизм

Совокупность всех химических реакций, протекающих в клетке, составляет то, что мы называем **метаболизмом**. Метаболизм подразделяется на анаболизм и катаболизм — два разных типа реакций, которые нередко протекают и в разных частях клетки. **Катаболические реакции**, или **реакции распада**, обычно сопровождаются высвобождение энергии. По большей части это окисление и гидролиз. **Анаболические реакции**, или **реакции синтеза**, наоборот, требуют затрат энергии. Часто это реакции конденсации. Все эти реакции протекают с участием ферментов. Примером фермента, участвующего в анаболизме, может служить глутаминсинтетаза, катализирующая синтез аминокислоты глутамина из глутаминовой кислоты и аммиака:

$$\text{Глутаминовая кислота} + \text{Аммиак} + \text{АТФ} \xrightarrow{\text{Глутаминсинтетаза}} \text{Глутамин} + \text{Вода} + \text{АДФ} + \text{Ф}_\text{н}$$

(АТФ — аденозинтрифосфат; АДФ — аденозиндифосфат; $Ф_н$ — неорганический фосфат). В качестве примера фермента, участвующего в катаболизме, можно назвать мальтазу:

$$\text{Крахмал} + \text{Вода} \xrightarrow{\text{Мальтаза}} \text{Мальтоза}$$

Метаболические пути

Обычно данное исходное вещество превращается в продукт (или продукты) через ряд про-

межуточных соединений, в образовании которых принимают участие несколько ферментов, действующих последовательно один за другим. Такая последовательность реакций составляет так называемый **метаболический путь**. В клетке работает одновременно много метаболических путей. Реакции протекают согласованно, подчиняясь строгой регуляции, что объясняется специфической природой ферментов. Один фермент обычно катализирует только одну реакцию. Таким образом, ферменты служат для регулирования происходящих в клетке реакций и обеспечивают надлежащую их скорость.

4.1. Свойства ферментов

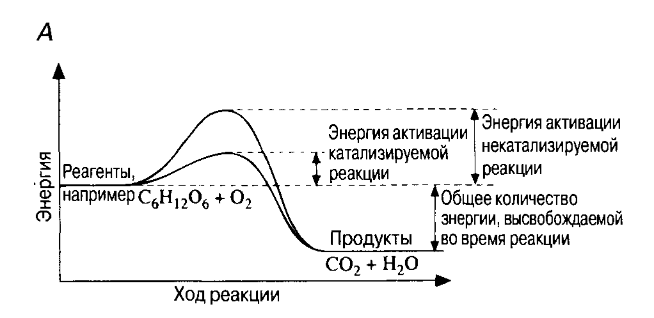
Ферменты характеризуются следующими основными свойствами.

1. Все они представляют собой глобулярные белки.
2. Информация о них, как и о других белках, закодирована в ДНК.
3. Ферменты действуют как катализаторы (см. выше).
4. Их присутствие не влияет ни на природу, ни на свойства конечного продукта (или продуктов) реакции.
5. Ферменты действуют чрезвычайно эффективно, т. е. очень малое количество фермента вызывает превращение больших количеств субстрата. Одна молекула каталазы способна, например, при температуре тела разложить за одну секунду на воду и кислород около 600 тысяч молекул пероксида водорода. Можно сравнить эффективность каталазы и такого, например, неорганического катализатора, как диоксид марганца, добавив их по отдельности к пероксиду водорода и измерив скорость выделения кислорода. (Хорошим источником каталазы служит печень). В среднем ферменты способны катализировать около 1000 реакций в секунду. Без катализаторов реакции протекали бы в миллионы раз медленнее.
6. Ферменты высокоспецифичны, т. е. один фермент катализирует обычно только одну реакцию. Каталаза, например, катализирует только расщепление пероксида водорода.
7. Катализируемая ферментом реакция обратима.
8. Активность ферментов меняется в зависимости от pH и температуры, а также от концентрации как субстрата, так и самого фермента (об этих факторах мы будем говорить в разд. 4.3).
9. Ферменты снижают энергию активации катализируемой реакции (разд. 4.1.1).
10. В молекуле фермента есть активный центр, который вступает в контакт с субстратом. Этот активный центр имеет особую форму (разд. 4.1.2).

4.1.1. Энергия активации

Представим себе смесь бензина и кислорода. Реакция между этими двумя веществами с термодинамической точки зрения возможна, но она не пойдет без затраты некоторого количе-

А



Б

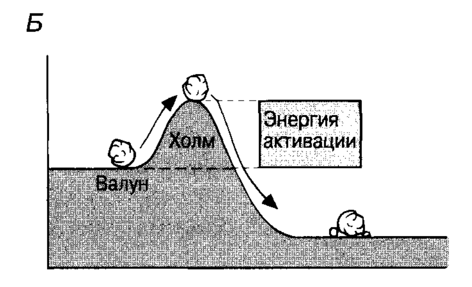


Рис. 4.1. А. Энергия активации для катализируемой и некатализируемой реакции. Б. Аналогичная ситуация — когда валун скатывается с холма, высвобождается больше энергии, чем было затрачено на то, чтобы поднять его на холм и заставить скатиться.

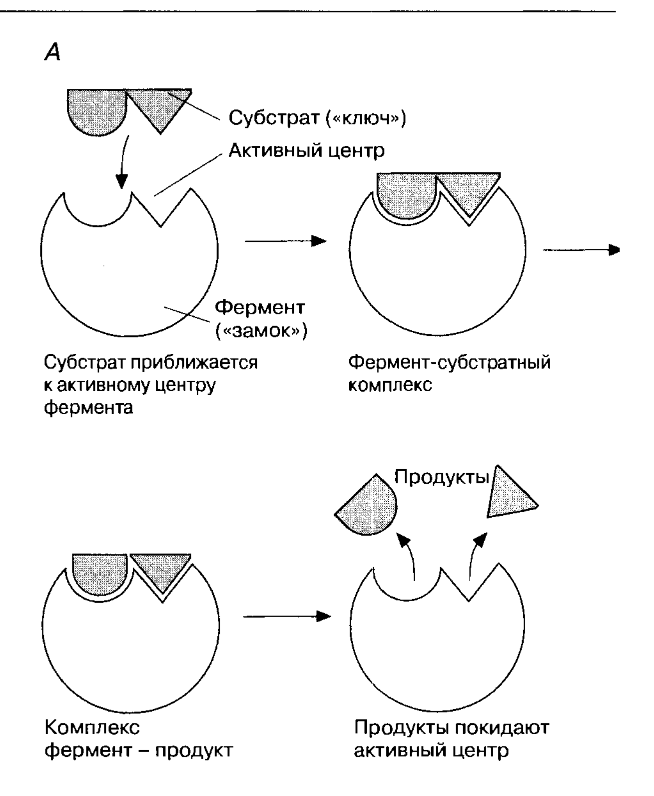
ства энергии, поступившей, например, в форме простой искры. Так же обстоит дело и со спичкой. Содержащиеся в спичечной головке вещества могут вступить в реакцию, суммарным итогом которой будет выделение энергии, но чтобы запустить реакцию, придется сначала затратить небольшое количество энергии (достаточно тепловой энергии, выделяющейся, когда мы чиркаем спичкой о коробок). Энергия, необходимая для того, чтобы заставить вещества вступить в реакцию, называется **энергией активации**. Ферменты, действуя как катализаторы, снижают энергию активации (рис. 4.1). Они повышают общую скорость реакции, не изменяя в сколько-нибудь значительной степени температуру, при которой эта реакция протекает.

4.1.2. Механизм действия ферментов

Ферменты обладают очень высокой специфичностью. Фишер (Fischer) в 1890 г. высказал предположение, что эта специфичность обусловливается особой формой молекулы фермента, точно соответствующей форме молекулы субстрата (или субстратов). Эту гипотезу часто называют гипотезой «**ключа и замка**»: субстрат сравнивается в ней с «**ключом**», который точно подходит по форме к «**замку**», т. е. к ферменту. В схематическом виде это представлено на рис. 4.2. Часть молекулы фермента, вступающую в контакт с субстратом, называют **активным центром** фермента, и именно активный центр фермента имеет особую форму.

Молекулы большей части ферментов во много раз крупнее, чем молекулы тех субстратов, которые атакует данный фермент. Активный же центр фермента составляет лишь очень небольшую часть его молекулы, обычно от 3 до 12 аминокислотных остатков. Роль остальных аминокислот, составляющих основную массу фермента, заключается в том, чтобы обеспечить его молекуле правильную глобулярную форму, которая, как мы увидим далее, очень важна для наиболее эффективной работы активного центра фермента.

Образовавшиеся продукты по форме уже не соответствуют активному центру фермента. Они отделяются от него (поступают в окружающую среду), после чего освободившийся **активный центр** может принимать новые молекулы субстрата.



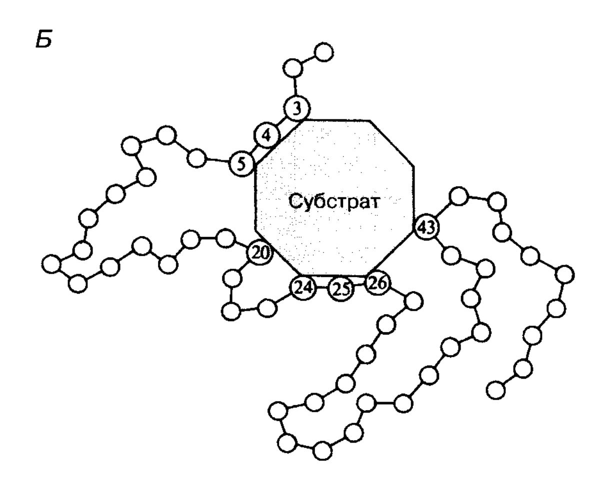


Рис. 4.2. *А. Схема, иллюстрирующая гипотезу «ключа и замка», предложенную Фишером для объяснения действия ферментов. Б. Более детальное схематическое изображение фермент-субстратного комплекса. Аминокислотные остатки, образующие активный центр фермента, пронумерованы в соответствии с их положением в первичной структуре фермента.*

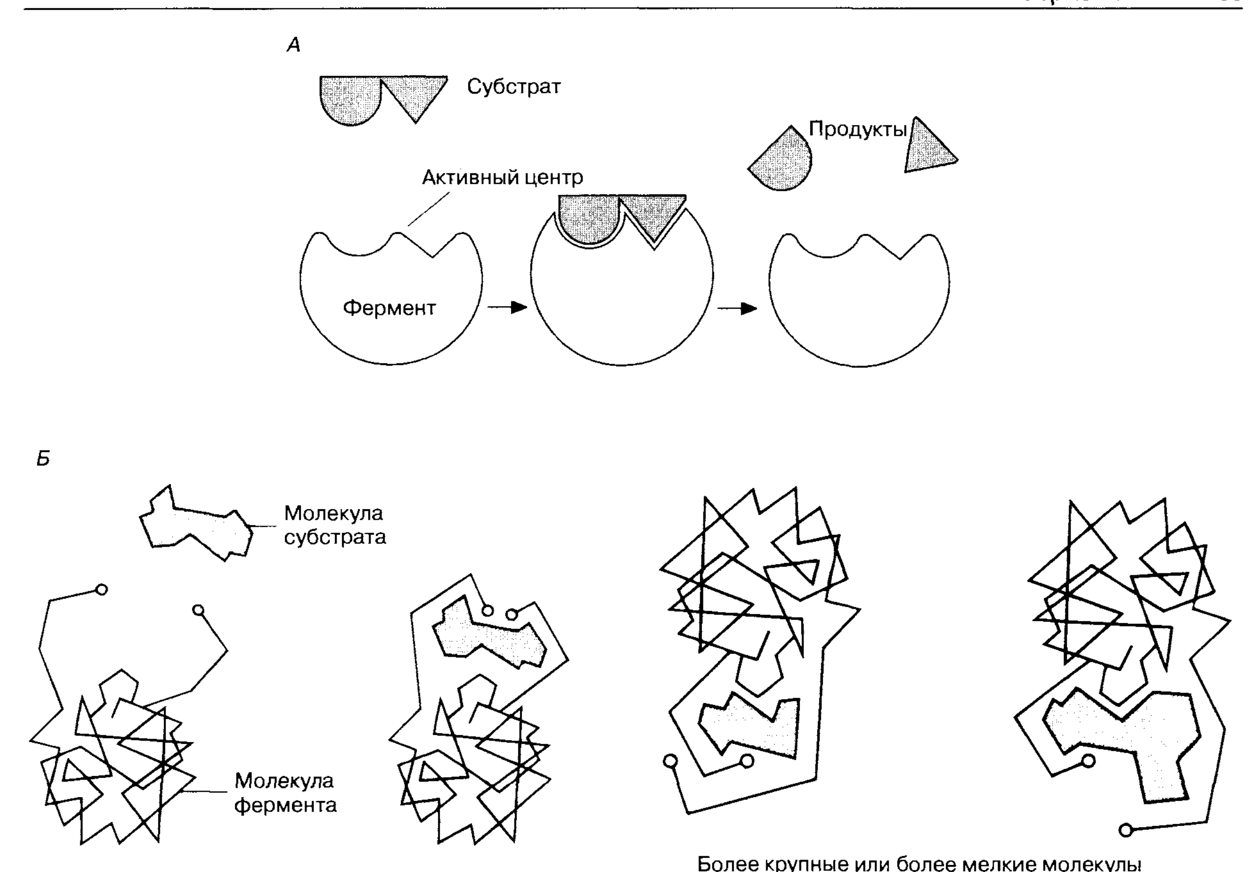


Рис. 4.3. *Схемы, иллюстрирующие кошландовскую гипотезу индуцированного соответствия. А. Простая схема, поясняющая механизм действия. Фермент в результате присоединения субстрата к активному центру слегка изменяет форму, и соответственно становится более объемным. Б. Более подробная схема. Соединяясь с ферментом, субстрат вызывает в нем изменение, в результате которого активные группы фермента сближаются. (По J. C. Marsden, C. F. Stoneman (1977), Enzymes and equilibria, Heinetamm Educational Books.)*

В 1959 г. Кошланд (Koshland) предложил новую интерпретацию гипотезы «ключа и замка», получившую название **гипотезы «индуцированного соответствия»**. На основе данных, позволяющих считать ферменты и их активные центры физически более гибкими, чем это казалось вначале, он заключил, что субстрат, соединяясь с ферментом, вызывает какие-то изменения в структуре его активного центра. Аминокислотные остатки, составляющие активный центр фермента, принимают определенную форму, которая дает возможность ферменту наиболее эффективным образом выполнять свою функцию (рис. 4.3). Подходящей аналогией в этом случае может служить перчатка, которая при надевании на руку соответствующим образом изменяет свою форму. По мере выяснения отдельных деталей механизма различных реакций в эту гипотезу вносятся уточнения.

Представление о том, как работает фермент, можно получить с помощью рентгеноструктурного анализа и компьютерного моделирования. Рис. 4.4 иллюстрирует это на примере фермента лизоцима.

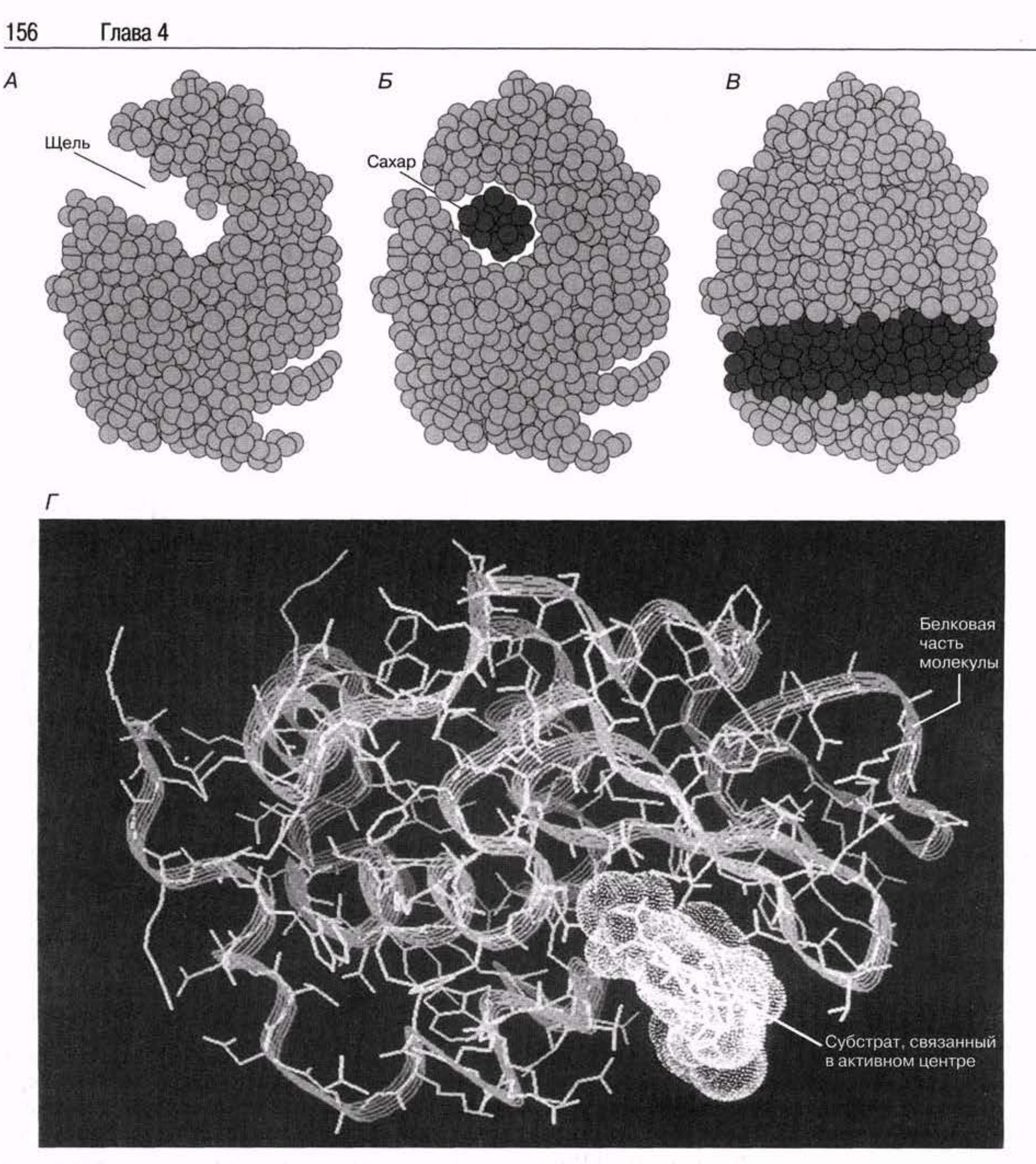


Рис. 4.4. Созданные на компьютере модели третичной структуры лизоцима до и после присоединения субстрата, показывающие, как работает этот фермент. А. Вид сбоку. Активный центр имеет форму щели, проходящей по всей толще молекулы. Б. Вид сбоку. Активный центр с находящейся в нем молекулой субстрата. Обратите внимание на некоторое изменение формы фермента, вызванное присоединением субстрата. Это пример «индуцированного соответствия», постулированного Кошландом в 1959 г. Субстрат лизоцима представляет собой короткую олигосахаридную цепь, легко умещающуюся в активном центре и расщепляемую ферментом. Такие олигосахариды входят в состав бактериальных клеточных стенок и их разрушение влечет за собой гибель бактерий — клеточные стенки утрачивают присущую им жесткость и клетки лопаются под действием осмотических сил. Лизоцим — широко распространенный фермент, выполняющий защитную функцию; он содержится в слезах, слюне и в слизи носовой полости. В. Вид спереди. Активный центр с находящейся в нем молекулой субстрата. Г. Компьютерная модель лизоцима с субстратом в активном центре.

4.2. Скорость ферментативных реакций

Мерой скорости ферментативных реакций служит количество субстрата, подвергшегося превращению в единицу времени, или количество образовавшегося продукта.

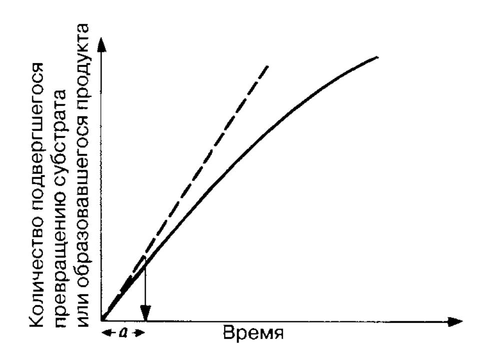


Рис. 4.5. Скорость ферментативной реакции.

Скорость определяют по углу наклона касательной к кривой на начальной стадии (*a* на рис. 4.5) реакции. Чем круче наклон, тем больше скорость. Со временем скорость реакции обычно снижается, по большей части в результате снижения концентрации субстрата (см. след. разд.).

4.3. Факторы, влияющие на скорость ферментативных реакций

Для изучения влияния какого-либо фактора на скорость реакции все прочие факторы должны оставаться **неизменными** и по возможности иметь **оптимальное значение**. Измерять следует только начальные скорости, как указано выше.

4.3.1. Концентрация фермента

При высокой концентрации субстрата и при постоянстве других факторов, таких, например, как температура и pH, скорость ферментативной реакции пропорциональна концентрации фермента (рис. 4.6). Катализ осуществляется всегда в условиях, когда концентрация фермента гораздо ниже концентрации субстрата. Поэтому с возрастанием концентрации фермента растет и скорость ферментативной реакции.

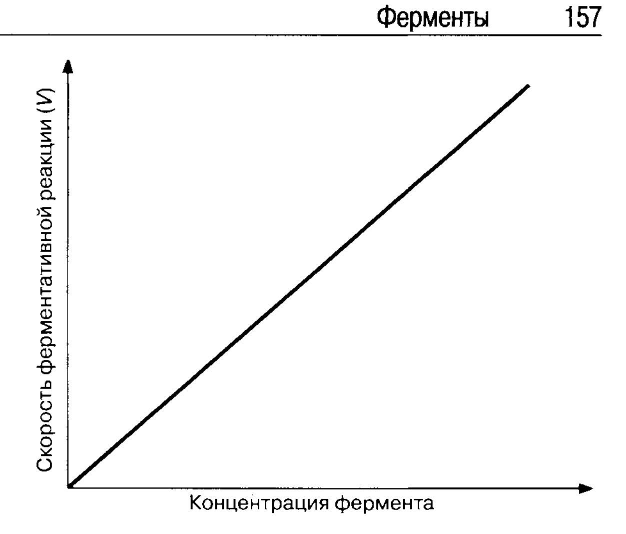


Рис. 4.6. Зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации фермента.

4.3.2. Концентрация субстрата

При данной концентрации фермента скорость ферментативной реакции возрастает с увеличением концентрации субстрата (рис. 4.7). Теоретическая максимальная скорость реакции V_{max} никогда не достигается, но наступает момент, когда дальнейшее увеличение концентрации субстрата уже не влечет за собой сколько-нибудь заметного изменения скорости реакции. Это следует объяснить тем, что при высоких концентрациях субстрата активные центры молекул фермента в любой данный момент оказываются практически насыщенными. Таким образом,

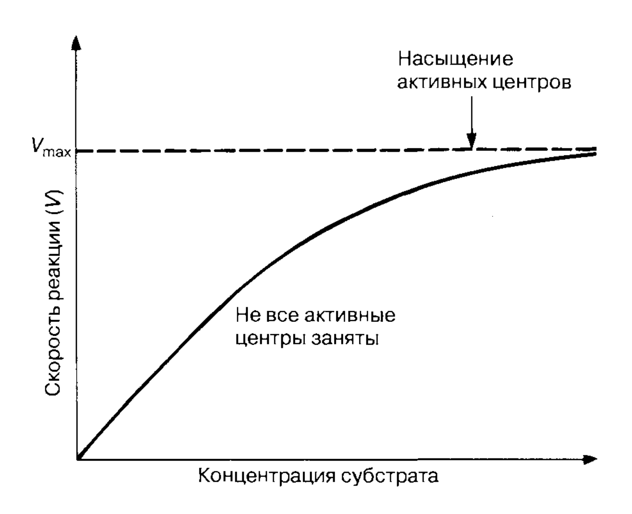


Рис. 4.7. Зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата.

сколько бы ни было в наличии избыточного субстрата, он может соединиться с ферментом лишь после того, как образовавшийся ранее фермент-субстратный комплекс диссоциирует на продукт и свободный фермент.

4.3.3. Температура

С повышением температуры ускоряется движение молекул, вследствие чего у молекул субстрата и фермента оказывается больше шансов столкнуться друг с другом. В результате увеличивается и вероятность того, что реакция произойдет. Температура, обеспечивающая максимальную активность, называется оптимальной температурой. Если температура поднимается выше этого уровня, скорость ферментативной реакции снижается, несмотря на увеличение частоты столкновений. Происходит это вследствие разрушения вторичной и третичной структур фермента, иными словами, вследствие того, что фермент претерпевает денатурацию (рис. 4.8). Молекула фермента развертывается и его активный центр постепенно утрачивает присущую ему форму. Наиболее чувствительны к воздействию высокой температуры водородные связи и гидрофобные взаимодействия.

Температурный оптимум для большинства ферментов млекопитающих лежит в пределах 37–40 °С. Существуют, однако, ферменты с более высоким температурным оптимумом; у бактерий, живущих в горячих источниках, он может, например, превышать 70 °С. Именно такие ферменты используются в качестве добавок к стиральным порошкам для стирки в горячей воде. Когда температура приближается к точке замерзания или оказывается ниже ее, ферменты **инактивируются**, но денатурации при этом не происходит. С повышением температуры их каталитическая активность вновь восстанавливается.



Рис. 4.8. Зависимость скорости ферментативной реакции от температуры.

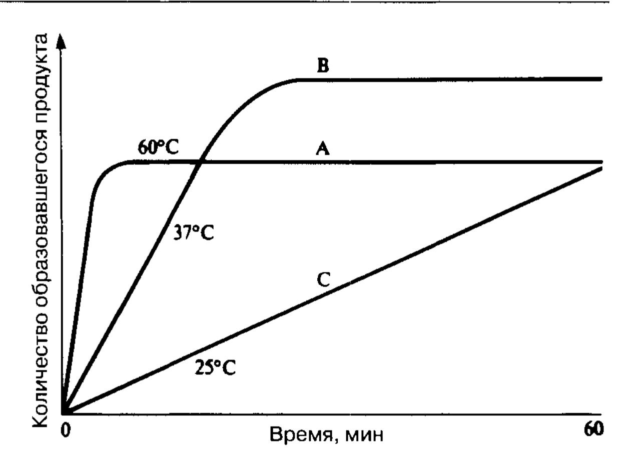


Рис. 4.9. Ход ферментативной реакции при разных температурах.

В наше время для длительного хранения пищевых продуктов широко используют такой способ, как быстрое их замораживание. Оно предотвращает рост и размножение микроорганизмов, а также инактивирует их пищеварительные ферменты, так что они оказываются уже не в состоянии вызвать разложение пищевых продуктов. Инактивируются также и ферменты, находящиеся в самих пищевых продуктах. Замороженные продукты необходимо хранить при низких температурах, не допуская их размораживания. Последнее следует делать непосредственно перед приготовлением пищи.

> ***4.1.** Ознакомьтесь с рис. 4.9. Что вы можете сказать по поводу формы трех кривых, описывающих ход ферментативной реакции при разных температурах?*

Температурный коэффициент Q_{10}

Влияние температуры на скорость ферментативной реакции может быть выражено через температурный коэффициент Q_{10}:

$$Q_{10} = \frac{\text{Скорость реакции при } (x + 10)\ ^\circ\text{C}}{\text{Скорость реакции при } x\ ^\circ\text{C}}$$

В пределах от 0–40 °C Q_{10} ферментативной реакции равен 2. Иными словами, при каждом повышении температуры на 10 °C скорость реакции удваивается.

4.3.4. pH

При постоянной температуре любой фермент, как правило, работает наиболее эффективно в узких пределах pH. Оптимальным считается то значение pH, при котором реакция протекает с максимальной скоростью (рис. 4.10 и табл. 4.1).

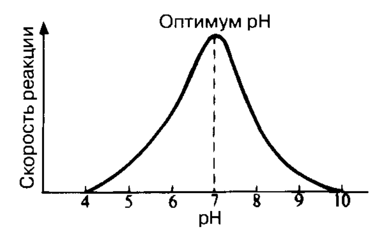


Рис. 4.10. Зависимость скорости ферментативной реакции от pH.

При более высоких и более низких pH активность фермента снижается. С понижением pH возрастает кислотность и увеличивается концентрация H^+-ионов. Увеличивается, следовательно, количество положительных зарядов в среде. Сдвиг pH меняет заряд ионизированных кислотных и основных групп, что ведет к разрушению ионных связей, участвующих в поддержании специфичной формы молекул фермента (разд. 3.5.3). В результате изменяется форма молекул фермента и в первую очередь форма его активного центра. При слишком резких сдвигах pH фермент денатурирует.

Таблица 4.1. Оптимум pH для некоторых ферментов

Фермент	*Оптимум pH*
Пепсин[1]	2,00
Сахараза	4,50
Энтерокиназа	5,50
Амилаза слюны	4,80
Каталаза	7,60
Химотрипсин	7,00–8,00
Липаза поджелудочной железы	9,00
Аргиназа	9,70

[1] Содержится в желудке вместе с соляной кислотой.

4.2. *а) Укажите оптимальное значение pH для активности фермента B на рис. 4.11.*

б) Назовите в качестве примера какие-либо известные вам ферменты, активность которых могла бы характеризоваться 1) кривой A и 2) кривой B.

в) Почему активность фермента C снижается между pH 8 и 9?

г) Почему регуляция активности ферментов путем изменения pH важна in vivo?

д) К раствору пероксида водорода добавляли при разных значениях pH по 1 мл раствора каталазы и отмечали время, за которое удавалось собрать 10 мл O_2. При этом были получены следующие результаты:

pH раствора	*Время сбора газа, мин*
4,00	20,00
5,00	12,50
6,00	10,00
7,00	13,60
8,00	17,40

Представьте эти результаты в виде графика и объясните их.

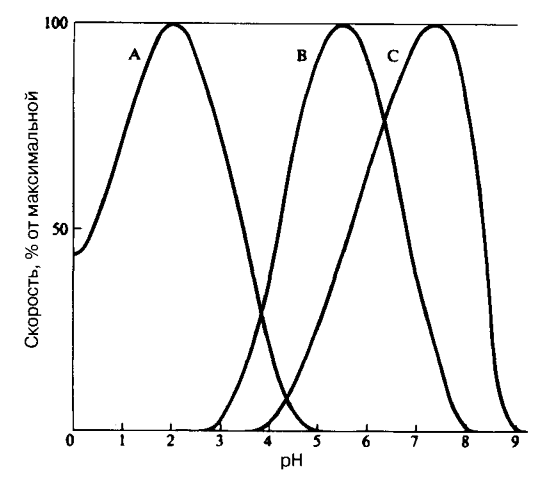


Рис. 4.11. Влияние pH на активность трех ферментов — A, B и C.

4.3.5. Лабораторные работы

Опыт 4.1. Изучение влияния концентрации фермента на гидролиз сахарозы, катализируемый сахаразой (инвертазой)

Материалы и оборудование

2%-ный раствор сахарозы
1-, 0,75- и 0,5%-ный растворы сахаразы (инвертазы)
Реактив Бенедикта
12 пробирок со штативом
Водяные бани с температурой 38 и 100°C
Стеклянные палочки
Таймер
Дистиллированная вода
Этикетки
Бунзеновская горелка

Методика

1. Добавьте 2 мл прозрачного синего реактива Бенедикта к 2 мл прозрачного бесцветного 1%-ного раствора сахаразы. Нагрейте смесь на водяной бане при 100 °C в течение 5 мин (реакция Бенедикта).
2. Повторите процедуру 1 с 2 мл прозрачного бесцветного 2%-ного раствора сахарозы, а затем с 2 мл дистиллированной воды.
3. 5 мл 1%-ного раствора сахаразы доведите до кипения.
4. В восемь чистых сухих пробирок с этикетками 1–8 налейте по 1 мл реактива Бенедикта.
5. Налейте 5 мл 2%-ного раствора сахарозы в пробирку с этикеткой S и поместите на водяную баню, в которой на протяжении всего эксперимента поддерживается температура 38 °C.
6. Налейте 5 мл 1%-ного раствора сахаразы в пробирку с этикеткой E и поместите ее в водяную баню с температурой 38 °C.
7. Выдержите обе пробки вместе с их содержимым в водяной бане в течение 5 мин для того, чтобы они приобрели нужную температуру.
8. Добавьте раствор фермента к раствору сахарозы и переверните пробирку, чтобы хорошо перемешать эти два раствора.
9. Сразу же включите отсчет времени и вновь поставьте пробирку, содержащую реакционную смесь, в водяную баню.
10. В течение всего опыта непрерывно перемешивайте реакционную смесь.
11. После 30 с инкубации перенесите 1 мл смеси в пробирку 1.
12. С интервалом в 30 с отберите такие же пробы и перенесите их по очереди в пробирки 2—8.
13. Нагрейте пробирки 1—8 в водяной бане с температурой 100 °C в течение 5 мин. Отметьте время первого появления кирпично-красного осадка, свидетельствующего о положительной реакции на редуцирующий сахар.
14. Повторите тот же эксперимент, использовав на этот раз прокипяченый раствор фермента (см. п. 3).
15. Повторите всю последовательность процедур дважды: с 0,75%-ным и 0,5%-ным растворами сахаразы.
16. Запишите ваши наблюдения и объясните полученные результаты.

Опыт 4.2. Изучение распределения каталазы в намоченных семенах гороха и влияния температуры на активность этого фермента

Каталаза — это фермент, катализирующий разложение пероксида водорода с образованием молекулярного кислорода, выделяющегося в виде пузырьков газа:

$$2H_2O_2 \xrightarrow{\text{Каталаза}} 2H_2O + O_2$$

Пероксид водорода образуется в некоторых растительных и животных клетках в качестве побочного продукта метаболизма. Соединение это токсично для клеток, и каталаза обеспечивает эффективное его удаление. Каталаза — один из наиболее быстро работающих ферментов.

Материалы и оборудование

Горсть намоченного гороха
Раствор пероксида водорода
Пробирки со штативом
Водяные бани с температурой 40, 50, 60, 70, 80 и 100 °C
Часы

Термометр
Скальпели, ножницы и пинцеты
Держатель для пробирок
Стеклянная палочка
Белая кафельная плитка

Методика

1. Убедитесь в наличии каталазы. Для этого разомните одну горошину и нанесите на нее несколько капель пероксида водорода.
2. Снимите с трех горошин кожуру и проверьте в каталазу по отдельности кожуру и семядоли.
3. Поставьте две пробирки с дистиллированной водой в водяную баню с температурой 40 °С.
4. Прокипятите в отдельной пробирке три целые горошины, а затем поместите их в одну из пробирок на водяной бане.
5. В другую пробирку в водяной бане положите три горошины, не подвергавшиеся кипячению.
6. Выдержите пробирки в водяной бане в течение времени, достаточного для того, чтобы они приняли ее температуру (около 10 мин).
7. Проверьте каждую из горошин на каталазную активность.
8. Повторите тот же эксперимент при 50, 60, 70, 80 и 100 °С.
9. Запишите ваши наблюдения и объясните полученные результаты.

Опыт 4.3. Изучение влияния различных значений pH на активность фермента

Материалы и оборудование

Реактив Бенедикта
Буферные растворы с pH 3, 5, 7, 9 и 11
1%-ный раствор крахмала
Водяная баня с температурой 38 °С
Бунзеновская горелка
Асбест
Держатель для пробирок, штатив с пробирками
Градуированные пипетки на 5 мл
Термометр
Таймер
Дистиллированная вода
Исходный раствор амилазы (такой, какая содержится в слюне)

Методика

1. Сполосните рот 5 мл дистиллированной воды и выплюньте эту воду.
2. Наберите в рот 10 мл дистиллированной воды, пополощите в течение 1 мин и эту жидкость соберите.
3. Доведите объем этого раствора амилазы слюны до 40 мл дистиллированной водой.
4. Проверьте растворы амилазы, крахмала и буферные растворы на присутствие в них редуцирующих сахаров с помощью реактива Бенедикта.
5. Пометьте этикеткой «pH 3» одну из пробирок и внесите в нее 2 мл раствора крахмала.
6. Добавьте в ту же пробирку 2 мл буферного раствора с pH 3 и тщательно перемешайте оба раствора.
7. Прокипятите не менее 4 мл раствора фермента и влейте 4 мл этого раствора в пробирку с соответствующей этикеткой.
8. В другую пробирку, также снабженную этикеткой, влейте 4 мл раствора фермента, не подвергавшегося кипячению; поставьте все три пробирки в водяную баню и выждите некоторое время (около 1 мин) для того, чтобы они успели нагреться до 38 °С.
9. Влейте небольшое количество реактива Бенедикта в каждую из 11 пробирок и пометьте их цифрами 1—11. Следующие три этапа должны быть проведены очень быстро.
10. Когда растворы в водяной бане примут ее температуру, влейте забуференный раствор крахмала в некипяченый раствор фермента.
11. Хорошо перемешайте оба раствора, переворачивая пробирку, а затем снова поставьте пробирку в водяную баню.
12. Включите отсчет времени и сразу же перенесите небольшое количество реакционной смеси (примерно равное по объему взятому реактиву Бенедикта) в пробирку 1.
13. На протяжении всего опыта энергично встряхивайте смесь.

14. По истечении 1 мин перенесите в пробирку 2 вторую порцию реакционной смеси (приблизительно того же объема, что и первая).

15. Повторяйте ту же процедуру с интервалами 1 мин в течение еще 9 мин (т. е. заполните отобранными пробами пробирки 3–11).

16. Отметьте для пробирок 1–11 продолжительность инкубации, требуемой для появления первых признаков положительной реакции Бенедикта (выпадения кирпично-красного осадка).

17. Повторите тот же опыт с прокипяченым раствором фермента, начиная от п. 7.

18. Повторите весь опыт целиком с каждым из остальных буферных растворов.

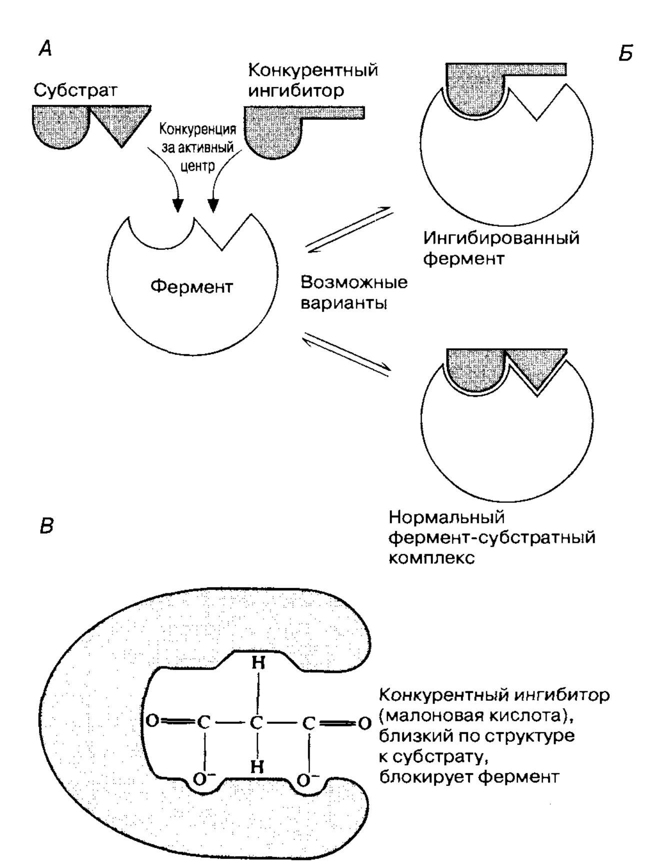
19. Постройте график зависимости времени гидролиза от pH и объясните полученные результаты.

4.4. Ингибирование ферментов

Известны различные низкомолекулярные соединения, которые могут снижать скорость ферментативных реакций. Такие соединения называются **ингибиторами ферментов**. Важно понимать, что ингибирование — это один из нормальных способов регулирования активности ферментов. Многие лекарственные препараты и яды также действуют как ингибиторы ферментов. Ингибирование бывает конкурентным и неконкурентным. Неконкурентное ингибирование может быть обратимым и необратимым.

4.4.1. Конкурентное ингибирование

В этом случае вещество, близкое по своей структуре к обычному субстрату фермента, соединяется с активным центром фермента, но не может прореагировать с ним. Находясь здесь, оно преграждает доступ к активному центру любой молекуле настоящего субстрата. Поскольку в этом случае ингибитор и субстрат **конкурируют** за мес-



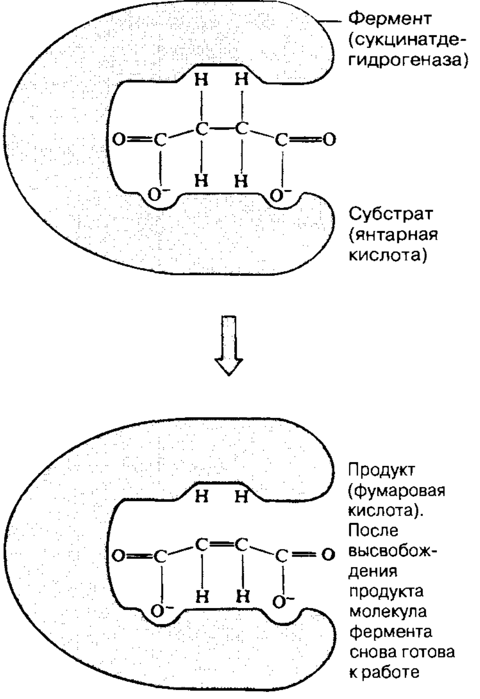


Рис. 4.12. Конкурентное ингибирование. А. Простая схема, поясняющая механизм ингибирования. Б. Фермент сукцинатдегидрогеназа катализирует превращение янтарной кислоты в фумаровую. В. Конкурентное ингибирование фермента малоновой кислотой.

то на активном центре фермента, эту форму ингибирования называют **конкурентным ингибированием**. Для конкурентного ингибирования характерно, что, если концентрация субстрата увеличивается, то скорость реакции возрастает, т. е. это ингибирование обратимо.

> ***4.3.*** *Почему при этих условиях скорость реакции возрастает?*

Рис. 4.12 иллюстрирует один из примеров конкурентного ингибирования.

Явление конкурентного ингибирования помогает понять механизм действия некоторых лекарственных препаратов, в частности **сульфаниламидов**. Цель химиотерапии — уничтожить при помощи тех или иных химических препаратов возбудителя болезни, не повреждая при этом ткани организма-хозяина. Первыми такими препаратами были сульфаниламиды, антибактериальное действие которых было обнаружено в 30-е годы XX в. Во время второй мировой войны их широко применяли для борьбы с раневыми инфекциями. Сульфаниламиды по своей химической природе близки к парааминобензойной кислоте (ПАБК) — необходимому фактору роста многих патогенных бактерий. ПАБК требуется бактериям для синтеза фолиевой кислоты, которая служит у них одним из кофакторов ферментов. Сульфаниламиды ингибируют один из ферментов, участвующих в синтезе фолиевой кислоты из ПАБК.

Животные клетки нечувствительны к сульфаниламидам, хотя им для некоторых реакций и требуется фолиевая кислота. Объясняется это тем, что они используют уже образованную фолиевую кислоту; метаболический путь, который бы обеспечивал ее синтез, у них отсутствует.

4.4.2. Неконкурентное обратимое ингибирование

Ингибиторы этого типа не родственны по своей структуре субстрату данного фермента; в образовании комплекса с ингибитором участвует в этом случае не активный центр фермента, а какая-нибудь другая часть его молекулы. Это не препятствует соединению субстрата с ферментом, но делает невозможным катализ. С повышением концентрации ингибитора скорость реакции все более снижается. К моменту насыщения ингибитором она оказывается практически равной нулю. В отличие от конкурентного ингибирования в этом случае повышение концентрации субстрата на скорость реакции не влияет.

4.4.3. Неконкурентное необратимое ингибирование

Некоторые вещества вызывают необратимое ингибирование ферментов. Рассмотрим два примера такого рода.

Очень малые концентрации ионов тяжелых металлов, например ионов ртути (Hg^{2+}), серебра (Ag^+) и мышьяка (As^+), а также определенные иодсодержащие соединения полностью ингибируют некоторые ферменты. Эти вещества необратимо соединяются с сульфгидрильными группами (–SH) в молекуле фермента (рис. 4.13), причем сульфгидрильные группы могут находиться как в активном центре фермента, так и вне его. В любом случае структура фермента нарушается и он теряет способность осуществлять катализ. Может произойти и осаждение ферментного белка.

Другой пример необратимого ингибирования — действие диизопропилфторфосфата (ДФФ), соединения из группы нервно-паралитических отравляющих веществ. ДФФ связывается с остатком аминокислоты серина, находящимся в активном центре фермента ацетилхолинэстеразы. Этот фермент инактивирует ацетилхолин, играющий роль нейромедиатора. Одна из функций ацетилхолина заключается в обеспечении передачи нервного импульса от одного нейрона к другому через синаптическую щель (гл. 17). Почти

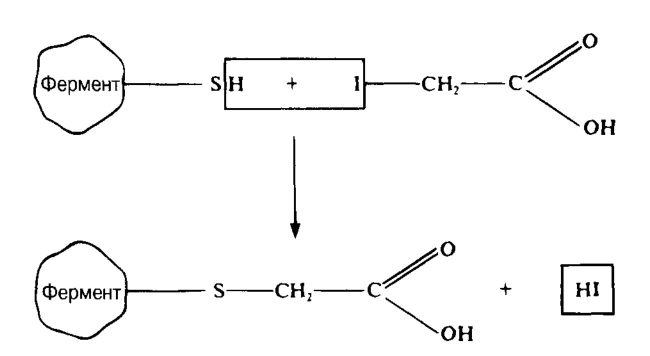


Рис. 4.13. Необратимое ингибирование фермента иодуксусной кислотой. Иод вступает в реакцию с сульфгидрильными группами фермента.

сразу после передачи очередного импульса ацетилхолинэстераза инактивирует ацетилхолин, расщепляя его молекулы. Если ацетилхолинэстераза ингибирована, то ацетилхолин накапливается, нервные импульсы следуют один за другим, и мышца длительное время не расслабляется. В конце концов наступает паралич, а может наступить и смерть, поскольку затронутыми оказываются также мышцы грудной клетки, в результате чего происходит остановка дыхания. Некоторые из применяемых в настоящее время инсектицидов (например, паратион) оказывают такое же действие на насекомых. Нервную и мышечную системы человека они тоже способны повреждать.

> ***4.4.*** *Объясните, почему изменение концентрации субстрата не влияет на неконкурентное ингибирование.*

4.4.4. Аллостерические ферменты

Один из самых обычных способов регуляции метаболических путей — это регуляция с помощью аллостерических ферментов. Аллостерическими называют ферменты, действие которых «по определению» связано с изменением формы (állos — иной, другой; stereós — форма).

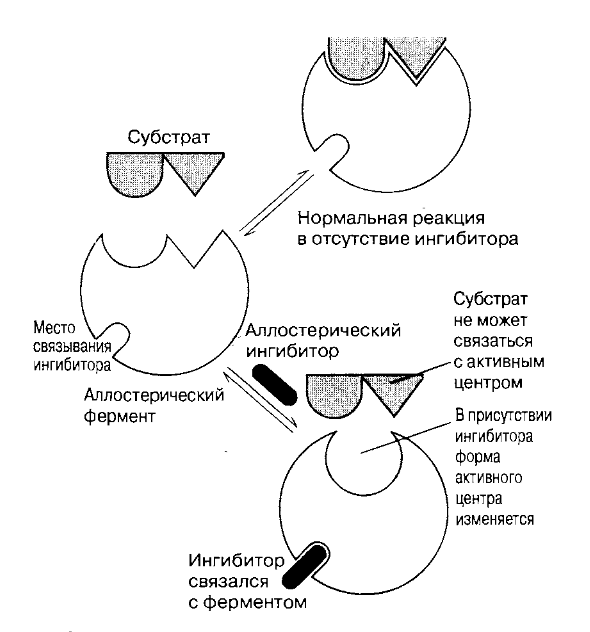


Рис. 4.14. *Аллостерическое ингибирование.*

Активность таких ферментов регулируют вещества, действующие подобно неконкурентным ингибиторам. Эти вещества присоединяются к ферментам в особых участках, удаленных от активного центра, и меняют активность фермента, вызывая обратимое изменение в структуре активного центра.

В результате меняется и способность субстрата связываться с ферментом (чем данное явление и отличается от неконкурентного ингибирования; разд. 4.4.2). Действующие таким образом вещества называются **аллостерическими ингибиторами**. Рис. 4.14 поясняет механизм аллостерического ингибирования.

Примером данного явления служит реакция, протекающая во время гликолиза, который составляет одну из стадий процесса клеточного дыхания. Клеточное дыхание служит источником АТФ. Если концентрация АТФ высока, то АТФ, действуя как аллостерический ингибитор, подавляет активность одного из ферментов гликолиза. Если же клеточный метаболизм усиливается, а следовательно, АТФ расходуется и его общая концентрация падает, то после того как ингибитор будет удален, данный метаболический путь снова вступает в действие. Это может также служить примером ингибирования конечным продуктом.

Ингибирование конечным продуктом (ингибирование по принципу отрицательной обратной связи – ретроингибирование)

Когда конечный продукт какого-либо метаболического пути начинает накапливаться, он может действовать как аллостерический ингибитор на фермент, контролирующий первый этап этого

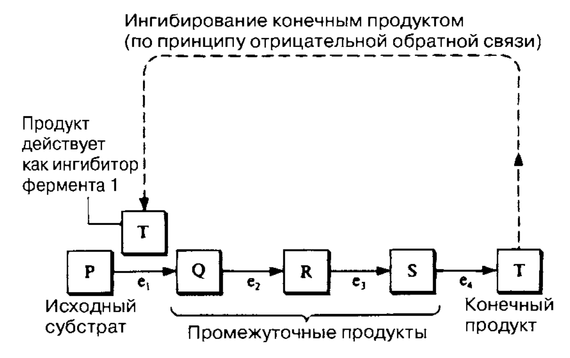
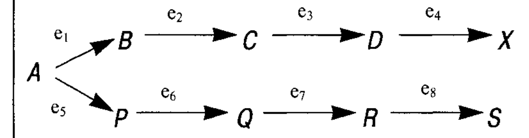


Рис. 4.15. *Ингибирование конечным продуктом. Специфические ферменты, катализирующие отдельные этапы данного метаболического пути, обозначены буквами e_1– e_4.*

пути. Таким образом, продукт, накапливаясь, приостанавливает свое дальнейшее образование. Процесс этот саморегулирующийся: как только продукт будет израсходован, его образование возобновляется. Данное явление — ингибирование конечным продуктом — представляет собой пример механизма, действующего по принципу **отрицательной обратной связи** (рис. 4.15) (см. также гл. 19).

4.5. *Ниже изображен разветвленный метаболический путь:*



а) Известно, что e_1 специфичен для A и что конечный продукт X ингибирует e_1. Учитывая это, что можно сказать о том, в каких участках молекулы фермента связывается A и X?

б) Как может избыток X регулировать данный метаболический путь?

в) Как называется тип регуляции, действующей в этой системе?

4.5. Кофакторы ферментов

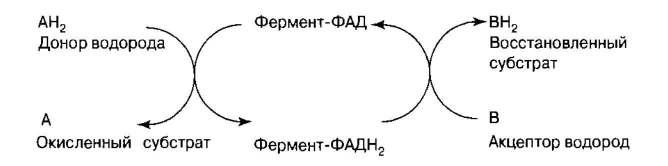
Многим ферментам для эффективной работы требуются те или иные небелковые компоненты, называемые кофакторами. Кофакторы — это вещества, присутствие которых совершенно необходимо для проявления каталитической активности ферментов, хотя сами они в отличие от ферментов сохраняют стабильность при довольно высоких температурах. Роль кофакторов могут играть различные вещества — от простых неорганических ионов до сложных органических молекул; в одних случаях они остаются неизменными в конце реакции, в других — регенерируют в результате того или иного последующего процесса. Кофакторы подразделяются на три типа: неорганические ионы, простетические группы и коферменты. Их мы и рассмотрим в последующих трех разделах.

4.5.1. Неорганические ионы (активаторы ферментов)

Полагают, что эти ионы заставляют молекулы фермента или субстрата принять форму, способствующую образованию фермент-субстратного комплекса. Тем самым увеличиваются шансы на то, что фермент и субстрат действительно прореагируют друг с другом, а следовательно, возрастает и скорость реакции, катализируемой данным ферментом. Так, например, активность амилазы слюны повышается в присутствии хлорид-ионов.

4.5.2. Простетические группы (например, ФАД, гем)

Если кофактор прочно связан с ферментом и остается в этом связанном состоянии постоянно, то его называют **простетической группой** (от греч. prosthēkē — добавление). Роль простетических групп играют органические молекулы. Они помогают ферменту осуществлять его каталитическую функцию, как это видно на примере флавинадениндинуклеотида (ФАД). ФАД содержит рибофлавин (витамин B_2), который является водород-акцепторной частью его молекулы (рис. 4.16). Функция ФАД связана с окислительными путями клетки, в частности с процессом дыхания, в котором ФАД играет роль одного из переносчиков в дыхательной цепи (гл. 9).



Конечный результат: 2H переносятся от A к B. В качестве связующего звена между A и B действует один фермент. AH_2 и B вступают в соединение с активным центром фермента, и ФАД передает H_2 от одного субстрата к другому.

Гем

Гем — это железосодержащая простетическая группа. Его молекула имеет форму плоского кольца (**порфириновое кольцо**, такое же, как у хлорофилла), в центре которого находится атом

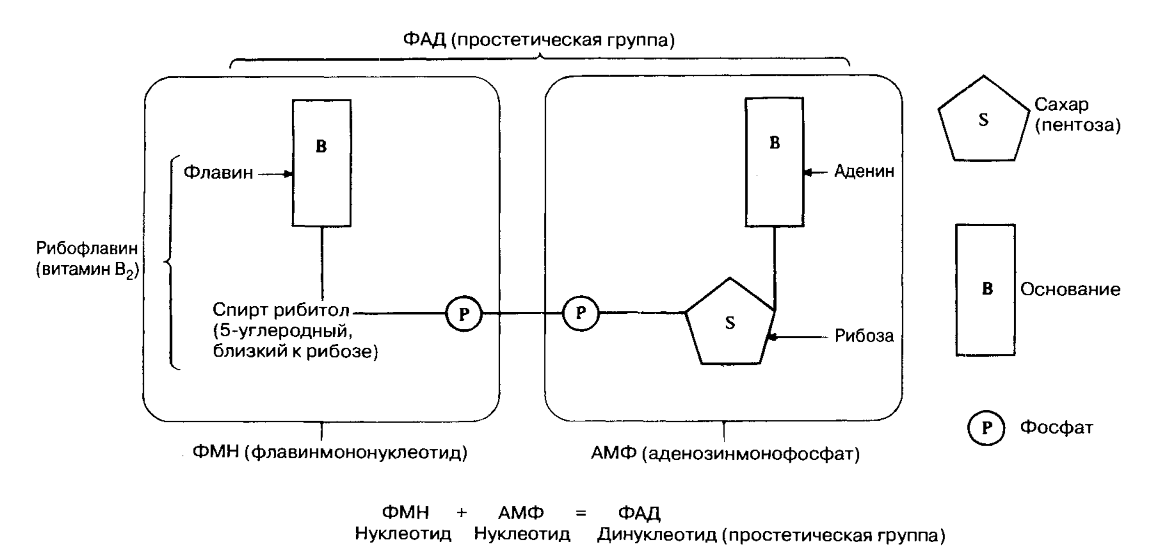


Рис. 4.16. Строение одной из простетических групп — флавинадениндинуклеотида (ФАД). ФАД представляет собой динуклеотид, образованный в результате соединения двух нуклеотидов. Нуклеотид состоит из сахара, основания и фосфата. В данном случае нуклеотиды представлены флавинмононуклеотидом (ФМН) и аденозинмонофосфатом (АМФ). Обратите внимание, что в состав одного из нуклеотидов (ФМН) входит рибофлавин (витамин B_2). Этот витамин, следовательно, должен содержаться в рационе.

железа. Гем выполняет в организме ряд биологически важных функций.

ПЕРЕНОС ЭЛЕКТРОНОВ. В качестве простетической группы цитохромов (см. дыхательную цепь в гл. 9) гем выступает как переносчик электронов. Присоединяя электроны, железо восстанавливается до Fe(II), а отдавая их, окисляется до Fe(III). Гем, следовательно, принимает участие в окислительно-восстановительных реакциях за счет обратимых изменений валентности железа.

ПЕРЕНОС КИСЛОРОДА. Гемоглобин и миоглобин — два гемсодержащих белка, осуществляющих перенос кислорода. Железо находится в них в восстановленной, Fe(II), форме (гл. 14).

КАТАЛИТИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ. Гем входит в состав каталаз и пероксидаз, катализирующих расщепление пероксида водорода до кислорода и воды. Содержится он также и в некоторых других ферментах.

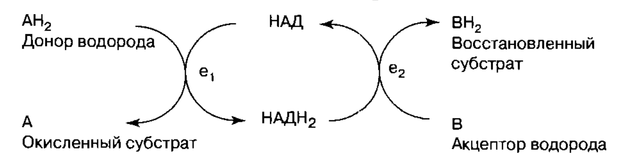
4.5.3. Коферменты (например, НАД, НАДФ, ацетилкофермент А, АТФ)

Коферменты, как и простетические группы, — это органические молекулы, выполняющие функцию кофакторов, но в отличие от простетических групп они сохраняют связь с ферментом только в ходе реакции. Все коферменты представляют собой производные витаминов.

Никотинамидадениндинуклеотид (НАД) (рис. 4.17)

НАД — производное витамина ниацина («никотиновой кислоты») — может существовать как в окисленной, так и в восстановленной форме. В окисленной форме НАД при катализе играет роль акцептора водорода:

где e_1 и e_2 — две разные дегидрогеназы.



Конечный результат: 2H переносятся от A к B. Здесь в качестве связующего звена между двумя различными ферментными системами e_1 и e_2 действует кофермент.

> **4.6.** *Перечислите характерные свойства ферментов.*

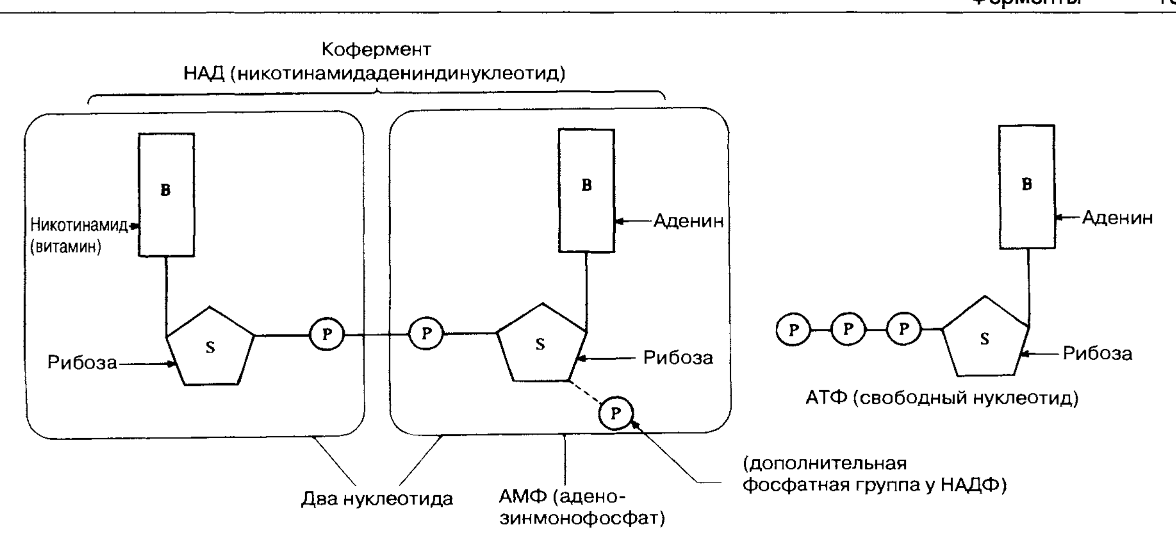


Рис. 4.17. *Строение кофермента НАД (никотинамидадениндинуклеотида) и НАДФ (НАД с дополнительной фосфатной группой). НАД и НАДФ представляют собой динуклеотиды (см. рис. 4.16). Обратите внимание, что никотинамид (ниацин), входящий в состав одного из нуклеотидов, является витамином. АМФ близок по своей структуре к АТФ (в молекуле которого имеются две дополнительные фосфатные группы). АТФ служит в клетке носителем энергии. Он образуется в процессе клеточного дыхания.*



КЛЕТКИ

5.1. Концепция клеточного строения

Одно из основополагающих понятий в биологии — это представление о том, что **структурной и функциональной единицей живых организмов является клетка**. Представление это, известное как **клеточная теория**, было сформулировано двумя учеными — бельгийским ботаником Шлейденом (Schleiden) в 1838 г. и немецким зоологом Шванном (Schwann) в 1839 г. Открытие клетки явилось следствием быстрого развития в XIX в. микроскопической техники, что пробудило среди ученых большой интерес к изучению строения живых организмов. Позже в том же XIX в., а затем уже в XX в. в этой области произошло много новых важных событий (они перечислены в табл. 5.1.). Существенную часть клеточной теории составляет впервые высказанное в 1855 г. утверждение, что **все новые клетки образуются только из других клеток**.

5.1.1. Почему именно клетки?

Клетку можно представить себе как мешок, наполненный различными химическими веществами, живой и способный к самовоспроизведению. Находящиеся внутри него вещества во многом отличаются от тех, которые его окружают. Без барьера, отделяющего его от окружающей среды, вещества свободно перемешивались бы за счет диффузии, и различия между внутренним содержимым и наружным окружением не удавалось бы поддерживать. А это значит, что не могла бы существовать и жизнь. Барьером, окружающим клетку, служит чрезвычайно тонкая мембрана. Роль ее напоминает роль границы между двумя странами: здесь регулируются потоки молекул, движущихся в обоих направлениях — в клетку и из клетки. *Все* живые клетки окружены мембраной. Ее называют **плазматической мембраной**, чтобы отличить от других мембран — тех, которые находятся внутри клетки. Способы регуляции обмена между клеткой и ее окружением мы обсудим в разд. 5. 9. 8.

5. 2. Клетки в световом микроскопе

К концу XIX в. бóльшая часть структур, которые удается разглядеть с помощью светового микроскопа (т. е. микроскопа, в котором для освещения объекта используется видимый свет) была уже открыта. Клетка представлялась тогда чем-то вроде маленького комочка живой протоплазмы, всегда окруженного плазматической мембраной, а иногда — как, например, у растений и неживой клеточной стенкой. Самой заметной структурой в клетке было **ядро**, содержащее легко окрашивающийся материал — **хроматин** (слово это в переводе и означает — «окрашенный материал»). Хроматин представляет собой деспирализованную форму хромосом. Перед клеточным делением хромосомы имеют вид длинных тонких нитей. В хромосомах находится **ДНК** — генетический материал. ДНК регулирует жизнедеятельность клетки и обладает способностью к репликации, т. е. обеспечивает образование новых клеток.

На рис. 5.1, *А* и 5.2 представлены обобщенные животная и растительная клетки, какими они видны в световом микроскопе.(В «обобщенной» клетке показаны все типичные структуры, обнаруживаемые в любой клетке.)

Таблица 5.1. Некоторые важные вехи в истории биологии клетки

1590	Янсен (Jansen) изобрел **микроскоп**, в котором большее увеличение обеспечивалось соединением двух линз
1665	Роберт Гук (Robert Hooke), пользуясь усовершенствованным микроскопом, изучал строение пробки и впервые употребил термин **клетка** для описания структурных единиц, из которых состоит эта ткань. Он считал, что клетки пустые, а живое вещество — это клеточные стенки
1650–1700	Антони ван Левенгук (Antony van Leeuwenhoeck) при помощи простых хорошо отшлифованных линз (×200) наблюдал «зародыши» и различные одноклеточные организмы, в том числе бактерии. Впервые бактерии были описаны в 1683 г.
1700–1800	Опубликовано много новых описаний и рисунков различных тканей, по преимуществу растительных (впрочем, микроскоп в это время рассматривался главным образом как игрушка)
1827	Долланд (Dolland) резко улучшил качество линз. После этого быстро возрос и распространился интерес в микроскопии.
1831–1833[1]	Роберт Браун (Robert Brown) описал ядро как характерное сферическое тельце, обнаруживаемое в растительных клетках
1838–1839[1]	Ботаник Шлейден (Schleiden) и зоолог Шванн (Schwann) объединили идеи разных ученых и сформулировали «клеточную теорию», которая постулировала, что **основной единицей структуры и функции в живых организмах является клетка**
1840[1]	Пуркинье (Purkynì) предложил название **протоплазма** для клеточного содержимого, убедившись в том, что именно оно (а не клеточные стенки) представляет собой живое вещество. Позднее был введен термин **цитоплазма** (цитоплазма + ядро = протоплазма)
1855[1]	Вирхов (Virchow) показал, что **все клетки образуются из других клеток путем клеточного деления**
1866	Геккель (Haeckel) установил, что хранение и передачу наследственных признаков осуществляет ядро
1866–1883	Подробно изучено клеточное деление и описаны хромосомы
1880–1883	Открыты хлоропласты
1890	Открыты митохондрии
1898	Открыт аппарат Гольджи
1887–1900	Усовершенствован микроскоп, а также методы фиксации, окрашивания препаратов и приготовления срезов. Цитология[2] начала приобретать экспериментальный характер. Одной из отраслей цитологии становится цитогенетика[3], занимающаяся изучением роли ядра в передаче наследственных признаков
1900	Вновь открыты законы Менделя (Mendel), забытые с 1865 г., и это дало толчок развитию цитогенетики. Световой микроскоп почти достиг теоретического предела разрешения; развитие цитологии естественно замедлилось
1930-е гг.	Появился электронный микроскоп, обеспечивающий более высокое разрешение
С 1946 г. и по настоящее время	Электронный микроскоп получил широкое распространение в биологии, дав возможность исследовать строение клетки гораздо более подробно. Это «тонкое» строение стали называть **ультраструктурой**

[1] Событие, очень важное для возникновения и развития представлений о клеточном строении живых организмов.
[2] Цитология — наука, изучающая строение клеток (главным образом с помощью микроскопа).
[3] Цитогенетика — наука, объединяющая цитологию и генетику в основном путем сопоставления результатов экспериментов по скрещиванию с поведением хромосом во время клеточного деления.

Единственные структуры, которые показаны здесь и которые к концу XIX в. еще не были открыты — это лизосомы. На рис. 5.1, *Б*, а также на рис. 6.2 и 6.16 представлены микрофотографии некоторых животных и растительных клеток.

Живое содержимое клетки, заполняющее пространство между ее ядром и плазматической мембраной, называется **цитоплазмой**. В цитоплазме содержится множество различных органелл. **Органелла** — это **клеточная структура определенного строения, выполняющая определенную функцию** (см. рис. 5.12 и 5.13, а также разд. 5.10). Единственная структура, имеющаяся в животных клетках и отсутствующая в растительных — это центриоль. Вообще же растительные клетки очень похожи на животные, но в них обнаруживается больше различных структур. В отличие от животных клеток в растительных клетках имеются:

А

Митохондрия (место аэробного дыхания)

Цитоплазма

Аппарат Гольджи (участвует во внутриклеточном транспорте)

Плазматическая мембрана

Диаметр: около 20 мкм

Центриоль (всегда находится рядом с ядром; участвует в клеточном делении)

Ядрышко

Хроматин (тонкие интенсивно окрашивающиеся нити)

Ядерная оболочка

Ядро (регулирует различные виды активности в клетке)

Мелкие структуры идентифицировать трудно; это могут быть митохондрии, секреторные гранулы, лизосомы, вакуоли, пищевые гранулы и т. д.

Б

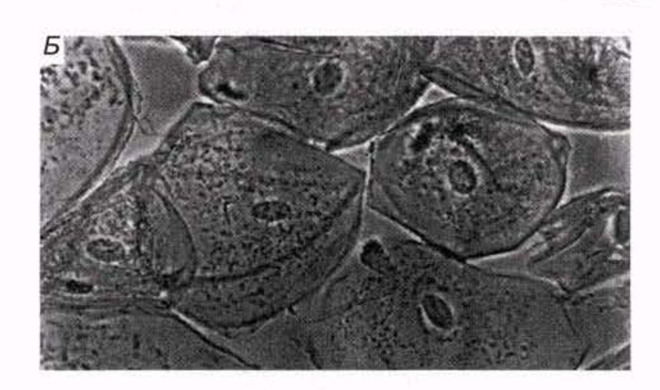


Рис. 5.1. А. Обобщенная животная клетка, какой она видна в световом микроскопе. Б. Клетки эпителия, выстилающего внутреннюю поверхность щек человека. Видны структуры, характерные для животной клетки. В каждой клетке имеется ядро, окруженное цитоплазмой, в которой содержится много различных органелл, например митохондрии (×400).



Рис. 5.2. Обобщенная растительная клетка, какой она видна в световом микроскопе. Звездочкой отмечены структуры, характерные для растительных клеток и отсутствующие в животных.

1) относительно жесткая **клеточная стенка**, покрывающая снаружи плазматическую мембрану; сквозь поры в клеточной стенке проходят тонкие нити, так называемые **плазмодесмы**, которые связывают цитоплазму соседних клеток в единое целое;
2) **хлоропласты**, в которых протекает фотосинтез;
3) **крупная центральная вакуоль;** в животных клетках имеются лишь небольшие вакуоли, с помощью которых осуществляется, например, фагоцитоз.

О том, как пользоваться световым микроскопом читатель узнает в разд. 5.11.

5. 3. Прокариоты и эукариоты

В гл. 2 мы уже говорили о двух типах клеток — прокариотических и эукариотических, — различия между которыми носят фундаментальный характер. В прокариотических клетках ДНК свободно лежит в цитоплазме, в зоне, называемой **нуклеоидом**; это ненастоящее ядро. У эукариотических клеток ДНК находится в ядре, окруженном **ядерной оболочкой**, состоящей из двух мембран. Соединяясь с белком, ДНК образует хромосомы. О различиях между прокариотическими и эукариотическими клетками более подробно говорится в гл. 2 (табл. 2.2 и разд. 2.3.).

5. 4. Компартменты клеток и разделение труда

Эукариотические клетки крупнее прокариотических и более сложно устроены, в них больше различных органелл. Нередко эукариотические клетки сравнивают с фабрикой, где каждая машина и каждый рабочий выполняют свою работу, но все это вместе служит некой единой цели. Более высокая эффективность достигается здесь за счет **«разделения труда»**. В клетке каждая органелла выполняет свою особую функцию, определяемую ее структурой и ее биохимическими потенциями. Митохондрии, например, играют роль «силовых станций клетки» — они поставляют энергию в форме аденозинтрифосфата (АТФ), который синтезируется в процессе дыхания. Специфическое строение митохондрий позволяет им делать это весьма эффективно. Клетка, будучи единым целым, тем не менее фактически разделена на отдельные отсеки, или **компарменты**. Нередко такую **компартментализацию** обеспечивают клеточные мембраны. Большинство органелл окружено мембранами. Эти мембраны выполняют ту же функцию, что и плазматическая мембрана, регулирующая обмен химическими веществами между клеткой и ее окружением; благодаря этим мембранам в каждой органелле сохраняется свой собственный уникальный набор химических веществ и протекают особые, свойственные только ей химические реакции. Электронный микроскоп предоставил возможность ознакомиться с более тонкой структурной организацией клетки, о чем мы будем говорить в разд. 5.8.

5.5. Единицы измерения

Прежде чем перейти к рассмотрению отдельных структур клетки, полезно вспомнить, что клетки чрезвычайно малы, и перечислить те единицы измерения, которыми мы будем пользоваться при их описании. Наиболее часто употребляемые для этой цели единицы измерения сведены в табл. 5.2. На рис. 5.3 изображены бактерии на кончике булавки, диаметр которого составляет около 100 мкм (мкм — буквенное обозначение микрометра). Нижний предел того, что еще в состоянии различить невооруженный глаз человека, — 50–100 мкм. Самый тонкий волос на теле человека имеет диаметр около 30 мкм. Размер эукариотических клеток очень сильно колеблется (самые крупные клетки водорослей достигают в диаметре 50 мм!), но в среднем диаметр жи-

Таблица 5.2. Единицы измерения, используемые в биологии клетки

Единица	*Буквенное обозначение*	*Доля метра*	
Миллиметр	мм	одна тысячная, 10^{-3} м	
Микрометр	мкм[1]	одна миллионная, 10^{-6} м	или: одна тысячная миллиметра
Нанометр	нм	одна миллиардная, 10^{-9} м	или: одна тысячная микрометра

[1] Обозначается также μm (μ — греч. буква «мю»).
Метр (буквенное обозначение «м») по международному соглашению является основной единицей длины.

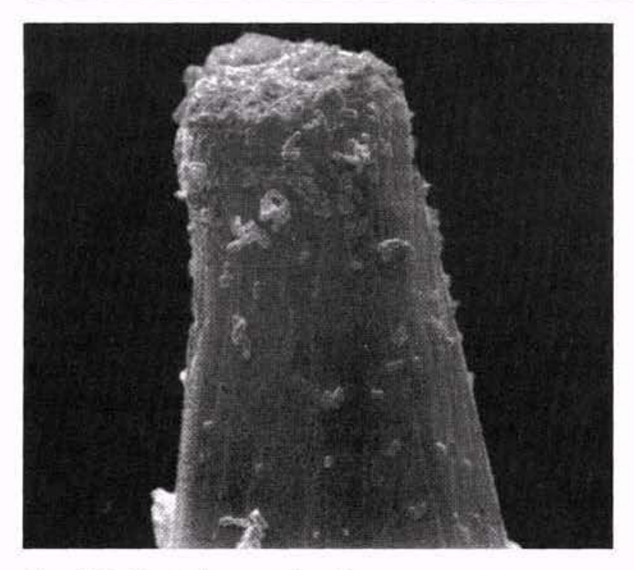


Рис. 5.3. Микрофотография бактериальных клеток на кончике булавки, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа.

вотных клеток равен приблизительно 20, а растительных — 40 мкм. Средний диаметр митохондрий и бактерий равен 1 мкм (это полезно запомнить как удобную меру для сравнения). Мельчайшие клеточные органеллы рибосомы — имеют в диаметре около 20 нм. Диаметр нити ДНК равен 2 нм, а самого маленького атома (атома водорода) — 0,04 нм.

5.6. Электронная микроскопия

5.6.1. Электронный микроскоп

К началу 1900-х годов дальнейшее продвижение в изучении структуры клетки приостановилось, потому что даже самый совершенный световой микроскоп не мог обеспечить увеличение свыше 1500. Ограничение определялось самой природой света. Свет — это одна из форм электромагнитного излучения (рис. 5.4), способного распространяться в виде последовательности волн. Глаз человека воспринимает электромагнитные излучения в диапазоне длин волн от 400 нм (фиолетовый цвет) до 700 нм (красный цвет). Этот видимый свет составляет, однако, лишь небольшую часть полного **электромагнитного спектра**, включающего излучения с разной длиной волны (рис. 5.4). Излучения с любой длиной волны распространяются со скоростью света, но чем меньше длина волны, тем большую энергию она несет. Нельзя разглядеть объект размером меньше половины длины волны используемого излучения, потому что объект должен быть достаточно велик, чтобы препятствовать прохождению волн. Мельчайший объект, который можно увидеть, используя видимый свет, должен быть поэтому не менее 200 нм в диаметре (половина длины волны в фиолетовой области спектра). Учитывая размеры некоторых клеток и клеточных органелл (о них мы говорили выше), легко понять, что, на-

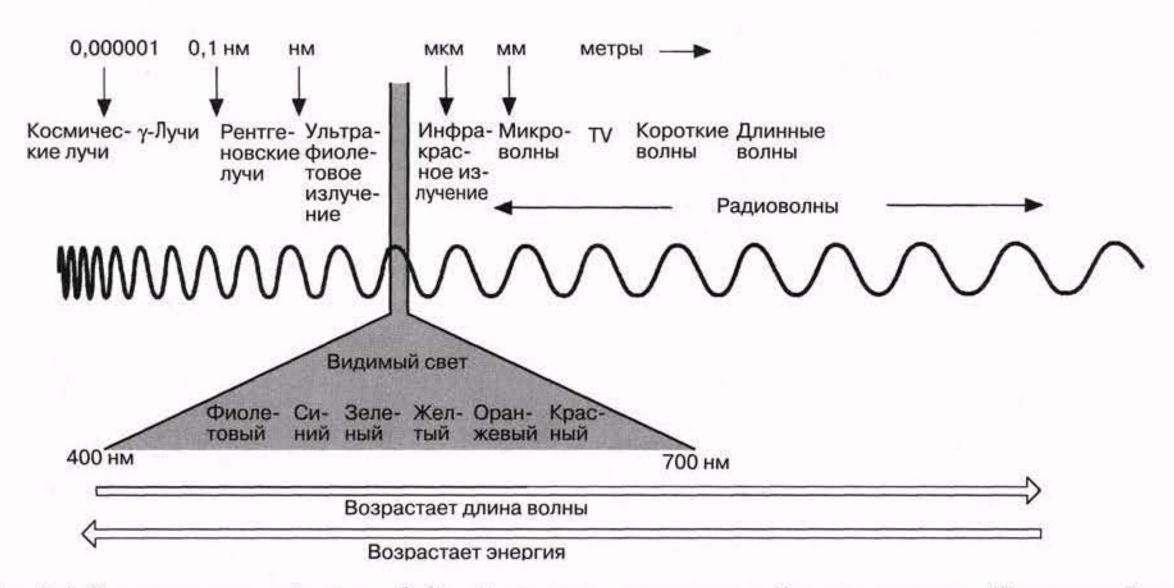


Рис. 5.4. Электромагнитный спектр. Видимый свет составляет лишь небольшую его часть. (Длины волн даны не в масштабе.)

пример, митохондрии (1 мкм, или 1000 нм) должны выглядеть в световом микроскопе просто как какие-то мелкие гранулы внутри клеток. Рибосомы же в нем вообще не видны. Следовательно, световой микроскоп не позволяет познакомиться с детальной структурой митохондрий, рибосом и других клеточных компонентов.

Отдавая себе отчет в этих ограничениях светового микроскопа, ученые предпринимали попытки сконструировать микроскоп, в котором использовалось бы излучение со значительно меньшей длиной волны. Вначале для этого попытались использовать рентгеновские лучи, но вскоре выяснилось, что наилучшие результаты способен дать электронный микроскоп. В нем вместо светового излучения используется пучок электронов. Электроны — это отрицательно заряженные частицы, обращающиеся вокруг ядер атомов. При определенных условиях они ведут себя как волны. В сравнении с видимым светом они обладают двумя важными преимуществами. Во-первых, у них чрезвычайно малая длина волны, почти такая же, как у рентгеновских лучей (рис. 5.4), и, во-вторых, поскольку они несут отрицательные заряды, их можно сфокусировать с помощью электромагнитных линз (электромагнитов). Электромагнитные линзы направляют пучок электронов точно так же, как стеклянные линзы направляют пучок световых лучей.

Электронный микроскоп дает возможность получить для биологических объектов увеличение порядка 250 000. С некоторыми материалами удается достичь еще большего увеличения и теперь иногда получают даже изображения отдельных атомов.

5.6.2. Разрешающая способность и увеличение

Разрешающей способностью называют способность прибора отобразить раздельно два мелких максимально близко расположенных объекта. Ниже предела разрешения эти объекты будут восприниматься как один объект. Разрешающая способность и **увеличение** — это не одно и то же. Как бы мы не увеличивали фотографию, мы никогда не сможем разглядеть на ней отдельные атомы. Возрастает увеличение, *но* разрешение остается на фотографии прежним. Мы увеличиваем фотографию, чтобы лучше видеть изображение, но если продолжать ее увеличивать, то в конце концов изображение распадется на ряд отдельных расплывающихся пятен. Понять, в чем за-



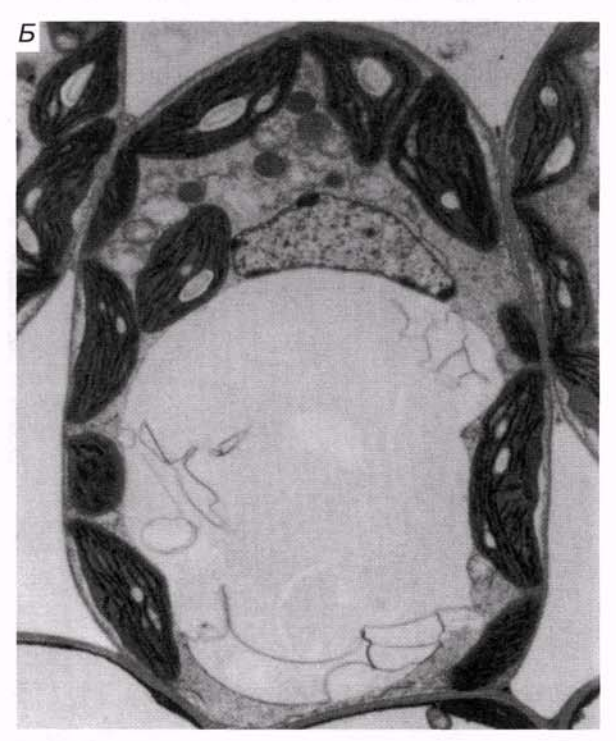


Рис. 5.5. Фотографии одних и тех же растительных клеток, сделанные с помощью светового (А) и электронного (Б) микроскопов при одном и том же увеличении (около ×2500).

ключается различие между увеличением и разрешением, можно также, сравнив изображения клетки, полученные в световом и в электронном микроскопе при одном и том же увеличении (рис. 5.5). На рис. 5.5 хорошо видно, что два эти изображения весьма сильно различаются по своей детализированности. В электронном микроскопе разрешение намного больше, поскольку у электронов длина волны намного меньше, чем у видимого света.

Предел разрешения в электронном микроскопе составляет на практике около 0,5 нм, тогда как для светового микроскопа он равен 200 нм. Это не значит, что электронный микроскоп лучше. Два эти микроскопа предназначены для разных целей. Световой микроскоп по-прежнему незаменим как прибор, позволяющий составить общее представление о клетках и тканях. К тому же и подготовить для него материал можно намного быстрее и проще. Он также позволяет наблюдать живые объекты, что совершенно невозможно сделать с помощью электронного микроскопа.

5.6.3. Принцип действия и ограничения электронного микроскопа

Электронные микроскопы появились в 1930-х годах и вошли в повсеместное употребление в 1950-х.

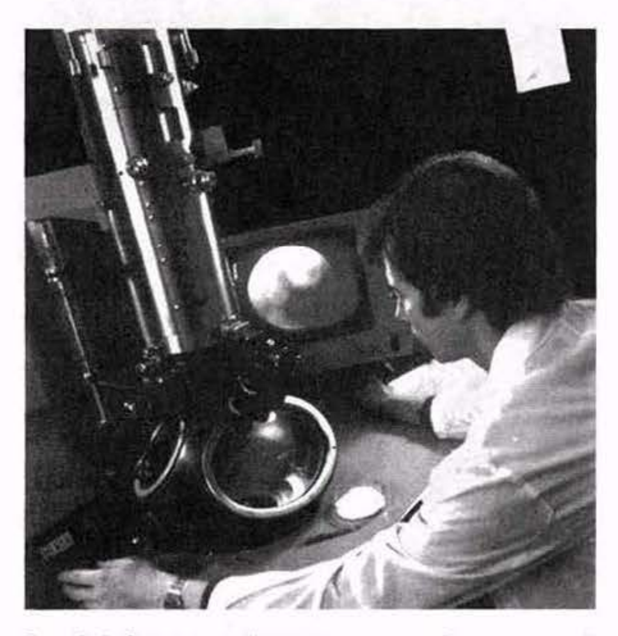


Рис. 5.6. Современный трансмиссионный электронный микроскоп.

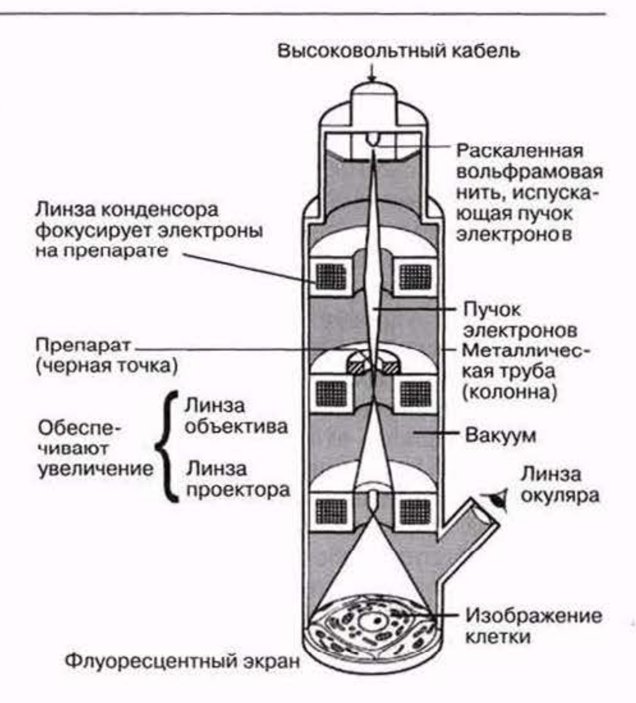


Рис. 5.7. Траектория пучка электронов в трансмиссионном электронном микроскопе.

На рис. 5.6 изображен современный трансмиссионный (просвечивающий) электронный микроскоп, а на рис. 5.7 показан путь электронного пучка в этом микроскопе. В трансмиссионном электронном микроскопе электроны, прежде чем сформируется изображение, проходят *сквозь* образец. Такой электронный микроскоп был сконструирован первым.

Электронный микроскоп перевернут «вверх дном» по сравнению со световым микроскопом. Излучение подается на образец сверху, а изображение формируется внизу. Принцип действия электронного микроскопа в сущности тот же, что и светового микроскопа. Электронный пучок направляется конденсорными линзами на образец, а полученное изображение затем увеличивается с помощью других линз. В табл. 5.3 суммированы некоторые сходства и различия между световым и электронным микроскопами. В верхней части колонны электронного микроскопа находится источник электронов — вольфрамовая нить накала, сходная с той, какая имеется в обычной электрической лампочке. На нее подается высокое напряжение (например, 50 000 В), и нить накала излучает поток электронов. Электромагниты фокусируют электронный пучок. Внутри

Таблица 5.3. Сравнение светового и электронного микроскопов

	Трансмиссионный электронный микроскоп	*Световой микроскоп*
Излучение	Электроны	Свет
Длина волны	~0,005 нм	400–700 нм
Максимальное разрешение на практике	0,5 нм	200 нм
Максимально полезное увеличение	×250 000 (на экране)	×1500
Линзы	Электромагнитные	Стеклянные
Объект	Неживой, обезвоженный, относительно маленький или тонкий	Живой или неживой
	Удерживается на маленькой медной сетке в вакууме	Обычно лежит на предметном стекле
Распространенные красители.	Содержат тяжелые металлы, которые отражают электроны	Цветные красители
Изображение	Черно-белое	Обычно цветное

колонны создается глубокий вакуум. Это необходимо для того, чтобы сократить до минимума рассеивание электронов из-за столкновения их с частицами воздуха. Для изучения в электронном микроскопе можно использовать только очень тонкие срезы или частицы, так как более крупными объектами электронный пучок почти полностью поглощается. Части объекта, отличающиеся относительно более высокой плотностью, поглощают электроны и потому на сформировавшемся изображении кажутся более темными. Для окрашивания образца с целью увеличения контраста используют тяжелые металлы, такие как свинец и уран.

Электроны невидимы для человеческого глаза, поэтому они направляются на флуоресцирующий экран, который воспроизводит видимое (черно-белое) изображение. Чтобы получить фотоснимок, экран убирают и направляют электроны непосредственно на фотопленку. Полученный в электронном микроскопе фотоснимок называется **электронной микрофотографией**.

Преимущество:

1) высокое разрешение (0,5 нм на практике)

Недостатки:

1) подготовленный к исследованию материал должен быть мертвым, так как в процессе наблюдения он находится в вакууме;
2) трудно быть уверенным, что объект воспроизводит живую клетку во всех ее деталях, поскольку фиксация и окрашивание исследуемого материала могут изменить или повредить ее структуру;
3) дорого стоит и сам электронный микроскоп и его обслуживание;
4) подготовка материала для работы с микроскопом отнимает много времени и требует высокой квалификации персонала;
5) исследуемые образцы под действием пучка электронов постепенно разрушаются. Поэтому, если требуется детальное изучение образца, необходимо его фотографировать.

5.6.4. Сканирующий электронный микроскоп

Еще один тип электронного микроскопа — это сканирующий электронный микроскоп, в котором пучок электронов последовательно перемещается от точки к точке по поверхности объекта, а отраженные от поверхности электроны собираются и формируют изображение наподобие того, какое возникает на экране телевизора.

Преимущества:

1) видны детали строения поверхности;
2) детали видны с большей глубиной резкости, т. е. бóльшая часть образца одновременно находится в фокусе. Это создает удивительный эффект трехмерности (рис. 5.8);

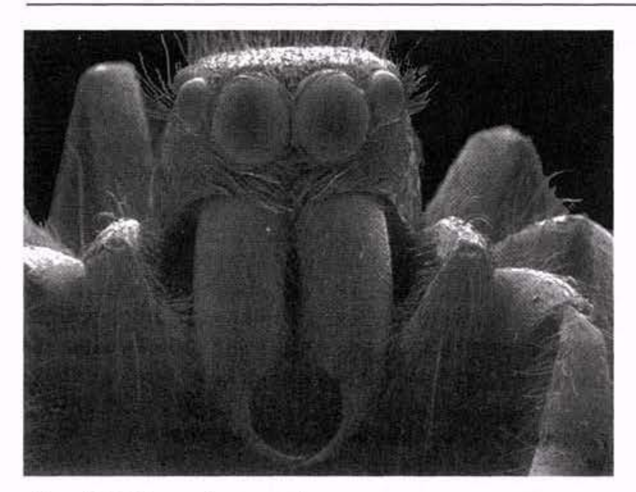


Рис. 5.8. Микрофотография головы паука, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа.

3) можно работать с образцами большего размера, чем в трансмиссионном электронном микроскопе.

Недостаток:

1) разрешающая способность (5–20 нм) ниже, чем у трансмиссионного электронного микроскопа (0,5 нм).

5.7. Фракционирование клеток

Микроскопическая техника вносит огромный вклад в изучение клетки. Однако, когда речь идет о выявлении функций отдельных органелл, необходимы еще и различные другие методы исследования. Обычно, для того чтобы определить функцию той или иной органеллы, нужно отделить данную органеллу от других клеточных компонентов и заставить ее выполнять эту функцию in vitro. Для этого клетки разрушают (гомогенизируют), поместив их в подходящую среду (с надлежащим pH, ионным составом и температурой). Проделать это можно с помощью обычного миксера. Полученную смесь подвергают центрифугированию. Чем больше число оборотов центрифуги, тем более мелкие частицы осаждаются (рис. 5.9). Центрифугирование проводят в несколько приемов, постепенно увеличивая скорость. После каждого центрифугирования надосадочную жидкость отделяют от осадка, чтобы вновь подвергнуть ее центрифугированию. Каждый последующий осадок содержит все более мелкие органеллы. Такая методика известна как **дифференциальное центрифугирование**. Для до-

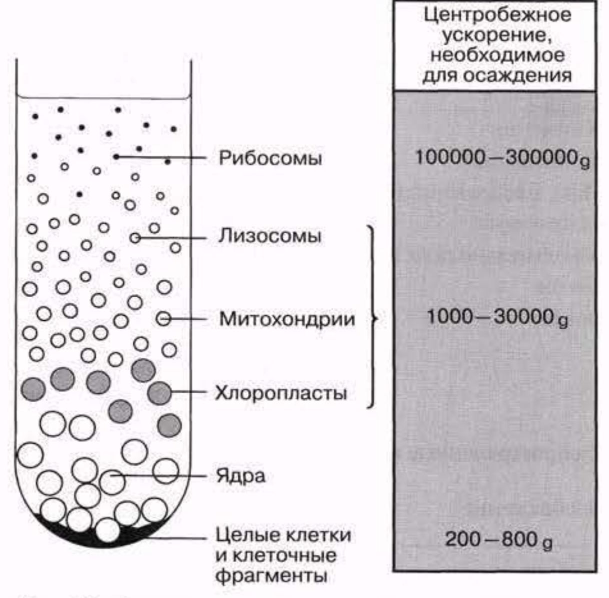


Рис. 5.9. Фракционирование клеточных компонентов с помощью центрифуги. Развиваемые центрифугой центробежные ускорения измеряются числом g (g — ускорение силы тяжести).

стижения высоких скоростей требуется особая центрифуга, ее называют **ультрацентрифугой**.

5.8. Ультраструктура животных и растительных клеток

Тонкая структура клетки, выявляемая при помощи электронного микроскопа, называется **ультраструктурой**. На рис. 5.10 и 5.11 представлена ультраструктура обобщенных клеток, животной и растительной, а на рис. 5.12 и 5.13 электронные микрофотографии типичной животной и типичной растительной клеток. Приведена и характеристика всех показанных здесь компонентов клеток.

5.1. *Сопоставьте рис. 5.1 и 5.2 с рис. 5.10 и 5.11. Какие новые структуры выявляет электронный микроскоп в сравнении со световым микроскопом?*

5.2. *Сравнив рис. 5.1. и 5.2 с рис. 5.10 и 1.11, отметьте, какие структуры а) имеются в растительных клетках и отсутствуют в животных и б) имеются в животных клетках и отсутствуют в растительных?*

Поглощение или секреция у основания микроворсинок
Микроворсинка – увеличивает площадь поверхности для поглощения или секреции
Экзоцитоз секретируемого продукта
Формирование пиноцитозного пузырька
Секреторный пузырек, или секреторная «гранула»
Пиноцитозный пузырек
Агранулярный эндоплазматический ретикулум
Микротрубочки (часто по периферии клетки)
Пузырьки Гольджи
Лизосома
Аппарат Гольджи
Свободные рибосомы, рассеянные в цитоплазме
Две центриоли, расположенные под прямым углом друг к другу вблизи ядра
Митохондрия
Гранулярный эндоплазматический ретикулум
Ядерная оболочка (две мембраны)
Ядерная пора
Ядрышко
Ядро
Рибосомы, связанные с эндоплазматическим ретикулумом
Гетерохроматин
Эухроматин
Хроматин
Плазматическая мембрана
Цитоплазма

Рис. 5.10. Ультраструктура обобщенной животной клетки, выявляемая при помощи электронного микроскопа. Для простоты показана лишь часть гранулярного эндоплазматического ретикулума с присоединенными к нему рибосомами и некоторое количество свободных рибосом.

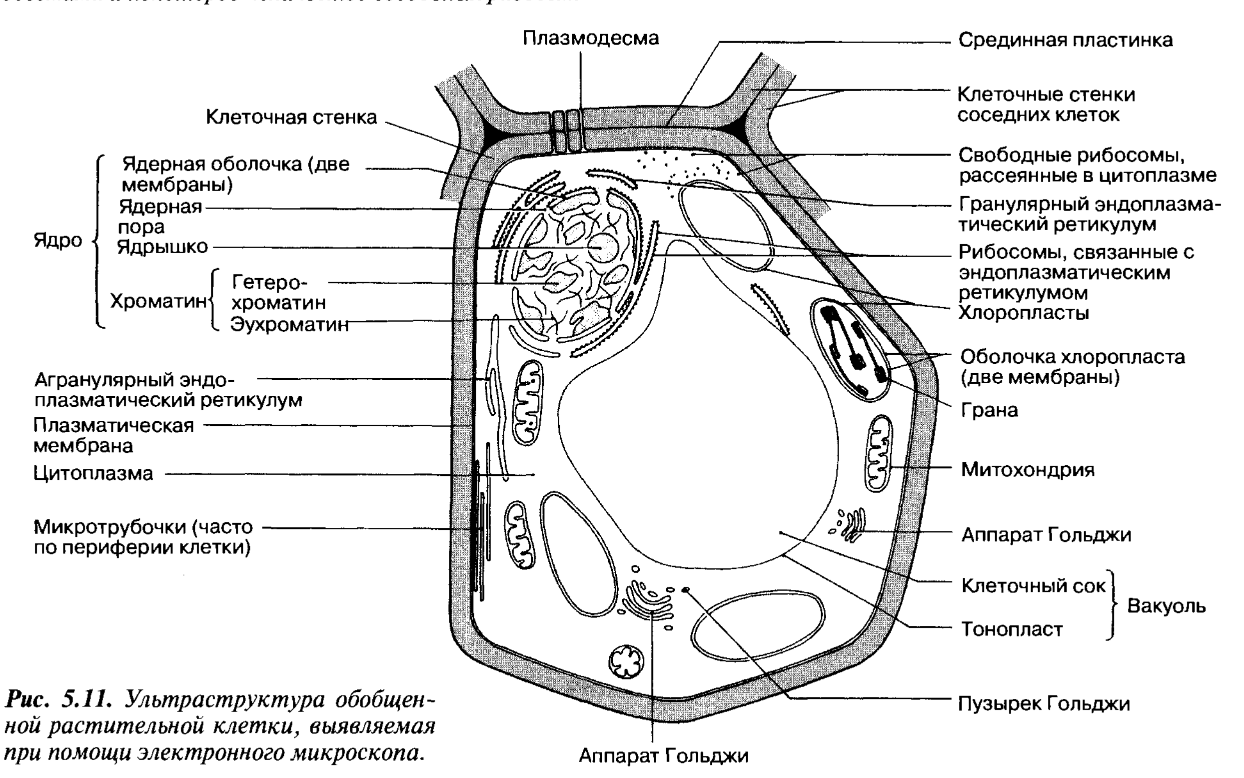


Рис. 5.11. Ультраструктура обобщенной растительной клетки, выявляемая при помощи электронного микроскопа.

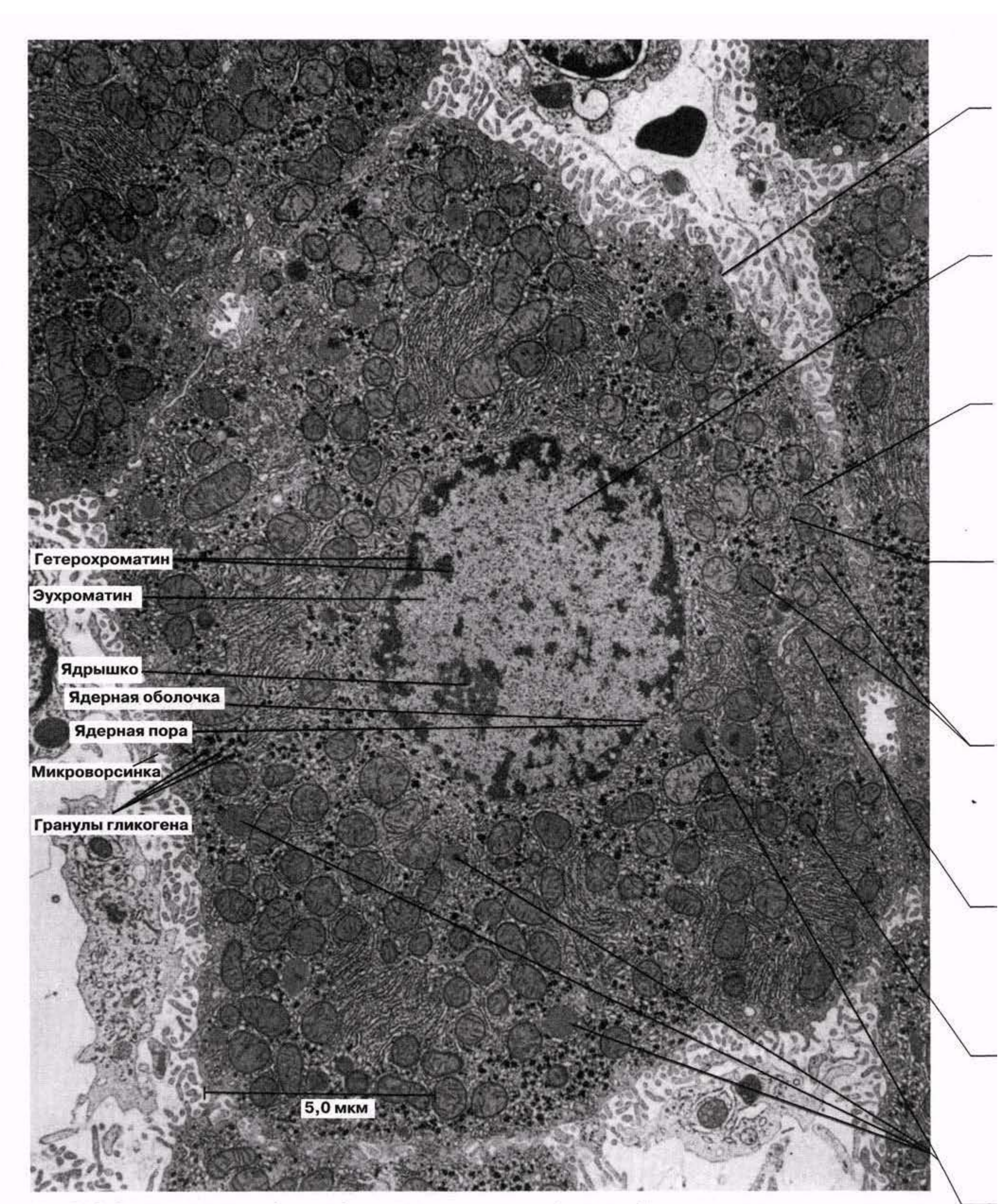


Рис. 5.12. Электронная микрофотография тонкого среза типичной животной клетки из печени крысы — гепатоцита (×9600).

Схематическое изображение	Строение	Функции
Плазматическая мембрана	Трехслойная структура («сандвич») – один светлый слой между двумя темными	Избирательно проницаемый барьер, регулирующий обмен между клеткой и средой
Ядро Ядерная оболочка (две мембраны) Ядерная пора Гетерохроматин Эухроматин Хроматин Ядрышко	Самая крупная органелла, заключенная в **оболочку** из двух мембран, пронизанную **ядерными порами**. Содержит **хроматин**–в такой форме раскрученные хромосомы находятся в интерфазе. Содержит также структуру, называемую **ядрышком**	**Хромосомы** содержат ДНК – вещество наследственности. ДНК состоит из генов, регулирующих все виды клеточной активности. Деление ядра лежит в основе размножения клеток, а следовательно, и процесса воспроизведения. В **ядрышке** образуются рибосомы
Эндоплазматический ретикулум (ЭР) Рибосомы Цистерна	Система уплощенных мембранных мешочков — **цистерн** — в виде трубочек и пластинок. Образует единое целое с наружной мембраной ядерной оболочки	Если поверхность ЭР покрыта рибосомами, то он называется **гранулярным (шероховатым)**. По цистернам такого ЭР транспортируется белок, синтезированный на рибосомах. **Агранулярный (гладкий) ЭР** (без рибосом) служит местом синтеза липидов и стероидов
Рибосомы Большая субчастица Малая субчастица	Очень мелкие органеллы, состоящие из двух субчастиц — большой и малой. Содержат белок и РНК приблизительно в равных долях. Рибосомы, обнаруживаемые в митохондриях (а также в хлоропластах — у растений), еще мельче	Место синтеза белка. Рибосомы связаны с ЭР или свободно лежат в цитоплазме. Много рибосом могут образовать **полисому** (полирибосому), в которой они нанизаны на единую нить матричной РНК
Митохондрии (ед. чис. — **митохондрия**) Фосфатная гранула Рибосома Матрикс Оболочка (две мембраны) Криста Кольцевая молекула ДНК	Митохондрии окружены оболочкой из двух мембран; внутренняя мембрана образует складки (**кристы**). Содержит матрикс, в котором находятся небольшое число рибосом, одна кольцевая молекула ДНК и фосфатные гранулы	При аэробном дыхании в кристах происходит окислительное фосфорилирование и перенос электронов, а в матриксе работают ферменты, участвующие в цикле Кребса
Аппарат Гольджи Пузырьки Гольджи Диктиосома, или тельце Гольджи	Стопка уплощенных мембранных мешочков–**цистерн**. На одном конце стопки мешочки непрерывно образуются, а с другого–отшнуровываются в виде пузырьков	Система, в которой претерпевают модификацию (**процессинг**) и **транспортируются** различные клеточные материалы, например белки, поступающие из ЭР. В пузырьках Гольджи материалы транспортируются в другие части клетки или же к плазматической мембране для секреции. В аппарате Гольджи образуются **лизосомы**
Лизосомы	Простой сферический мембранный мешочек (мембрана одинарная), заполненный пищеварительными (гидролитическими) ферментами. Содержимое кажется гомогенным	Выполняют много функций, всегда связанных с распадом каких-либо структур или молекул. В них разрушаются старые органеллы и перевариваются бактерии, захваченные путем фагоцитоза
Микротельца	Органелла не совсем правильной сферической формы, окруженная одинарной мембраной. Содержимое имеет зернистую структуру, но иногда в нем попадается кристаллоид или скопление нитей	Все микротельца содержат каталазу–фермент, катализирующий расщепление пероксида водорода. Все они связаны с окислительными реакциями. У растений в микротельцах протекает глиоксилатный цикл

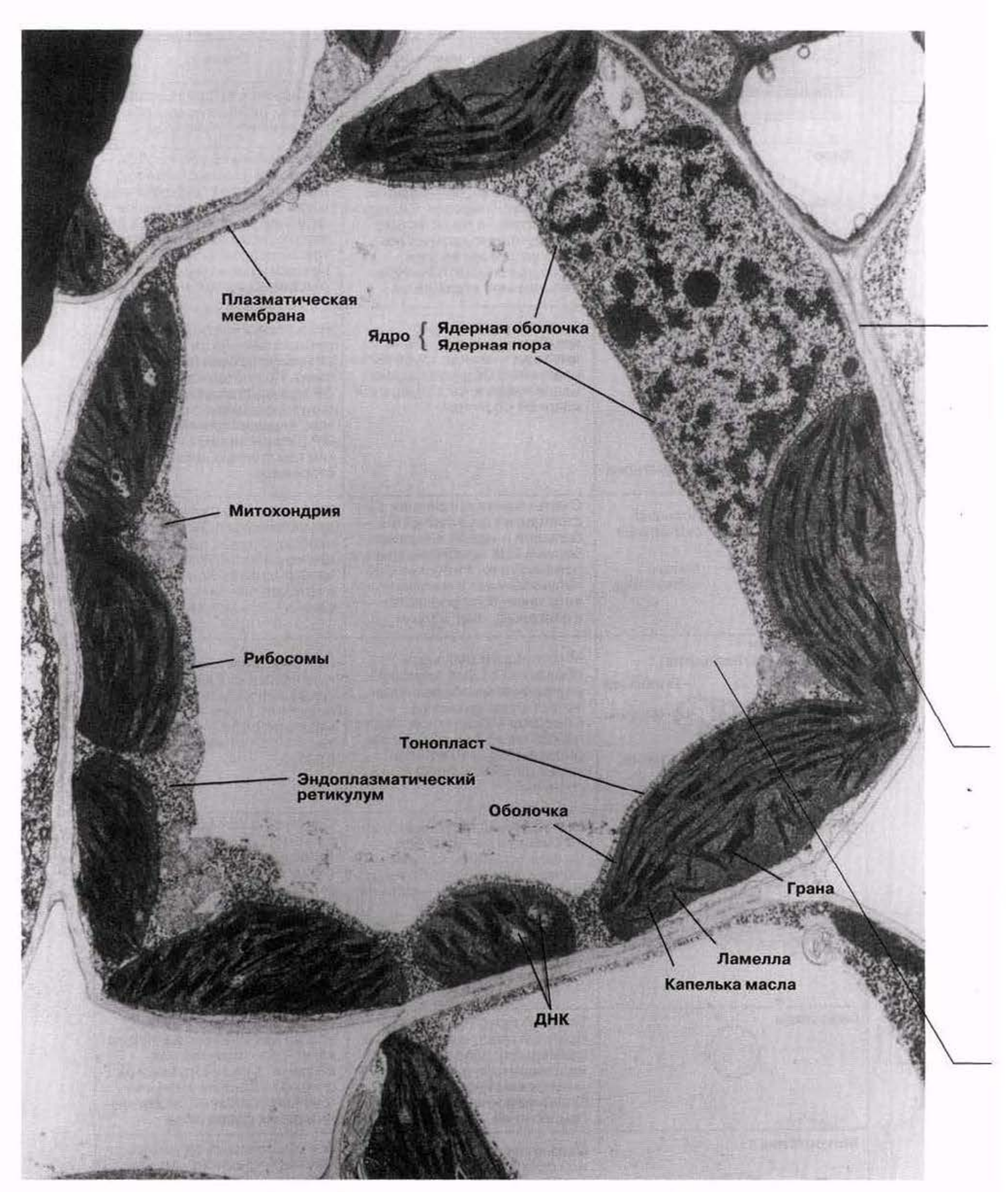


Рис. 5.13. Электронная микрофотография тонкого среза типичной растительной клетки — клетки мезофилла листа (×15 000).

Схематическое изображение	Строение	Функции
Клеточная стенка, срединная пластинка, плазмодесмы (ед.чис. – плазмодесма) Клеточная стенка Воздухоносный межклетник Плазматическая мембрана	Жесткая клеточная стенка, окружающая клетку, состоит из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс, в состав которого входят другие полисахариды. У некоторых клеток клеточные стенки претерпевают вторичное утолщение	Обеспечивает механическую опору и защиту. Благодаря ей возникает тургорное давление, способствующее усилению опорной функции. Предотвращает осмотический разрыв клетки. По клеточной стенке происходит передвижение воды и минеральных солей. Различные модификации, например пропитывание лигнином, обеспечивают выполнение специализированных функций
Срединная пластинка	Тонкий слой пектиновых веществ (пектатов кальция и магния)	Скрепляет друг с другом соседние клетки
Плазмодесма Строение плазмодесмы ЭР Десмотубула	Тонкая цитоплазматическая нить, связывающая цитоплазму соседних клеток через тонкую пору в клеточной стенке. Пора выстлана плазматической мембраной. Сквозь пору проходит десмотубула, часто соединенная на обоих концах с ЭР	Объединяют протопласты соседних клеток в единую непрерывную систему — **симпласт**, – по которой осуществляется транспорт веществ между этими клетками
Хлоропласт Фотосинтетические мембраны, содержащие хлорофилл Ламелла Грана Строма Оболочка (две мембраны) Кольцевая молекула ДНК Капелька масла Рибосомы Крахмальное зерно	Крупная содержащая хлорофилл пластида, в которой протекает **фотосинтез**. Хлоропласт окружен оболочкой из двойной мембраны и заполнен студенистой стромой. В строме находится система мембран, собранных в стопки, или **граны**. В ней же может отлагаться крахмал. Кроме того строма содержит рибосомы, кольцевую молекулу ДНК и капельки масла	В этой органелле происходит фотосинтез, т. е. синтез сахаров из CO_2 и воды за счет световой энергии, улавливаемой хлорофиллом. Световая энергия превращается в химическую
Крупная центральная вакуоль (Более мелкие вакуоли встречаются как в растительных, так и в животных клетках; таковы, например, пищеварительные и сократительные вакуоли)	Мешок, образованный одинарной мембраной, которая называется **тонопластом**. В вакуоли содержится **клеточный сок** – концентрированный раствор различных веществ, таких, как минеральные соли, сахара, пигменты, органические кислоты и ферменты. В зрелых клетках вакуоли обычно бывают большими	Здесь хранятся различные вещества, в том числе и конечные продукты обмена. От содержимого вакуоли в сильной степени зависят осмотические свойства клетки. Иногда вакуоль выполняет функцию лизосом

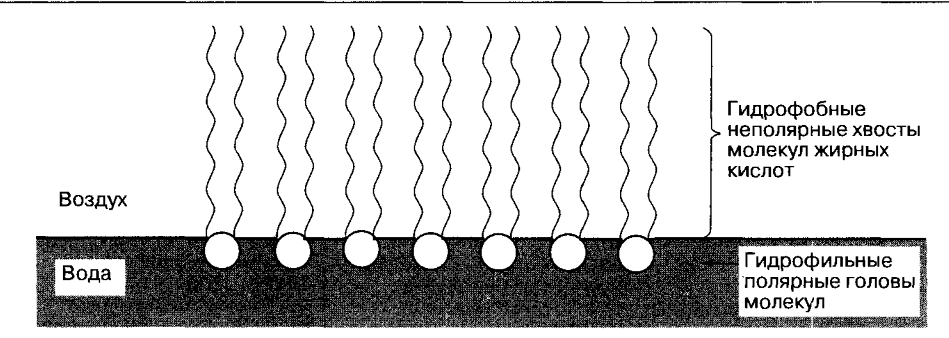


Рис. 5.14. Монослой фосфолипидных молекул на поверхности воды.

5.9. Клеточные мембраны

Клеточные мембраны играют важную роль по ряду причин. Они отделяют клеточное содержимое от внешней среды, регулируют обмен между клеткой и средой (поступление в клетку питательных веществ и удаление из нее «отходов») и делят клетки на отсеки, или компартменты, предназначенные для тех или иных метаболических путей, например для фотосинтеза или аэробного дыхания. Некоторые химические реакции, в частности световые реакции фотосинтеза в хлоропластах, протекают на самих мембранах. Здесь же на мембранах располагаются и рецепторные участки для распознавания гормонов, нейромедиаторов или других химических веществ, поступающих из окружающей среды или из других частей самого организма. Знакомство со всеми свойствами клеточных мембран необходимо для понимания того, как функционирует клетка.

5.9.1. Мембраны обладают избирательной проницаемостью

С конца прошлого века известно, что клеточные мембраны ведут себя не так, как полупроницаемые мембраны, способные пропускать лишь воду и другие малые молекулы, например молекулы газов. Клеточные мембраны обладают **избирательной проницаемостью:** через них медленно диффундируют глюкоза, аминокислоты, жирные кислоты, глицерол и ионы, причем сами мембраны активно регулируют этот процесс — одни вещества пропускают, а другие нет.

5.9.2. Мембраны содержат белки и липиды

Ранние работы по проницаемости мембран показали, что органические растворители, например спирт, эфир или хлороформ, проникают через мембраны даже быстрее, чем вода. Это свидетельствовало о том, что в мембранах есть какая-то неполярная часть; иными словами, что мембраны содержат липиды. Позже данное предположение удалось подтвердить химическим анализом. Выяснилось, что мембраны состоят почти целиком из белков и липидов. О белках мы будем говорить ниже. Липиды в мембранах представлены преимущественно фосфолипидами.

5.9.3. Фосфолипиды

Подробно структура фосфолипидов описана в гл. 3 (рис. 3.18). Молекула фосфолипида состоит из полярной[1] головы (фосфатной группы) и двух неполярных углеводородных хвостов (остатков жирных кислот). **Полярность** означает, что в молекуле неравномерно распределены заряды, и это делает ее растворимой в воде. Характерная особенность фосфолипидов состоит в том, что голова у них гидрофильна, а хвосты гидрофобны.

Небольшое количество фосфолипида, растекаясь по поверхности воды, образует монослой, как это видно на рис. 5.14. Неполярные углеводородные хвосты выступают из воды, а полярные гидрофильные головы лежат на ее поверхности.

Если фосфолипида больше, чем нужно для того, чтобы просто покрыть поверхность воды, или если взболтать фосфолипид с водой, то образуются частицы, которые называются **мицеллами**. Гидрофобные хвосты фосфолипидных мо-

[1] Напомним, что полярные группы или молекулы проявляют сродство к воде (они гидрофильны), а неполярные с водой не смешиваются (они гидрофобны) (см. разд. 3.1.2).

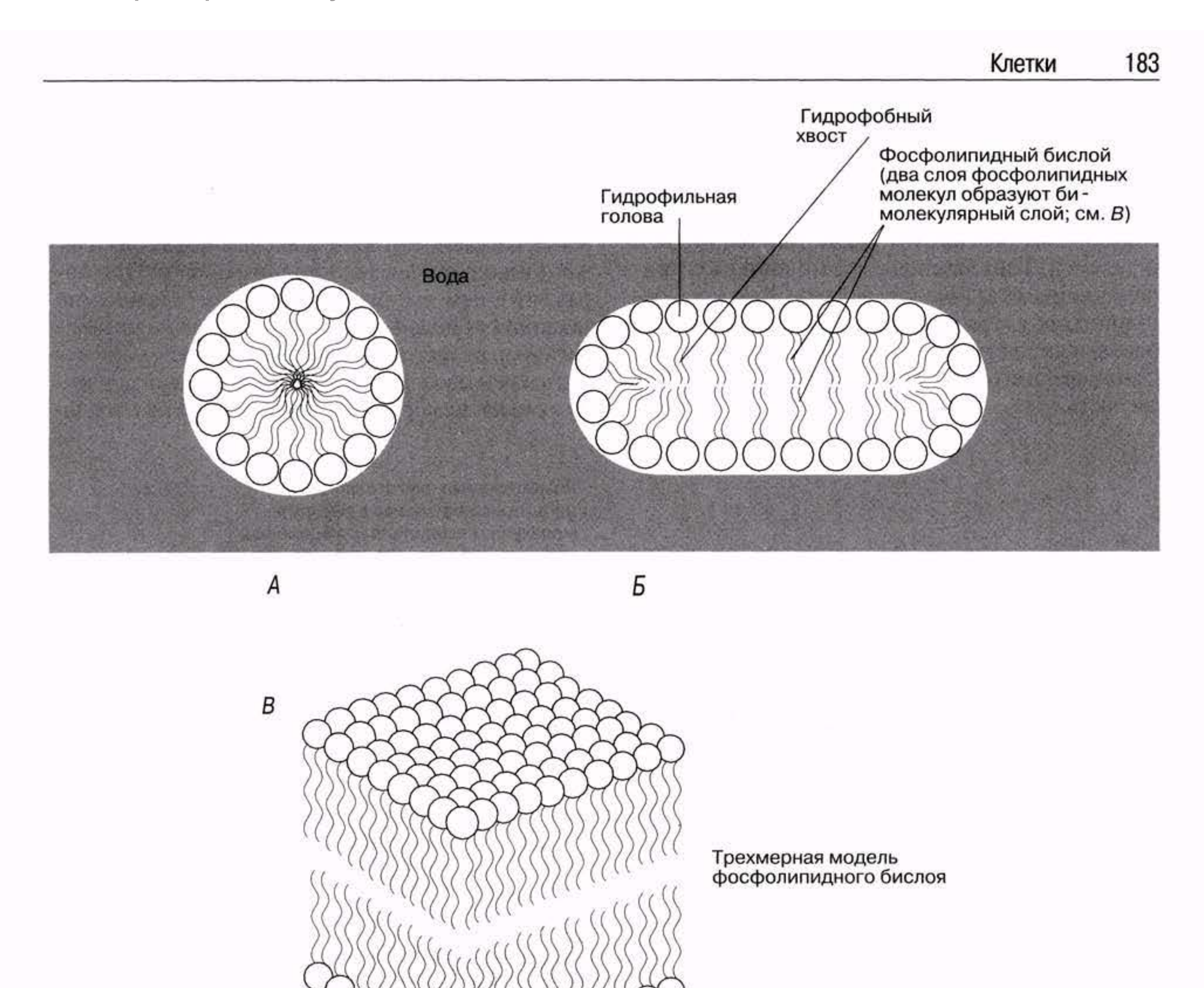


Рис. 5.15. Сферическая мицелла (А) и двойной слой (бислой) фосфолипидных молекул (Б), представленные в разрезе. В. Трехмерная модель бислоя.

лекул упрятаны в них внутрь и тем самым защищены от контакта с водой (рис. 5.15, *А*). На рис. 5.15, *Б* и 5.15, *В* изображены структуры, в которых имеется двойной слой фосфолипидных молекул — так называемый **бислой**. Теперь известно, что фосфолипидный бислой — основная структура клеточных мембран.

5.9.4. Белки

С помощью метода замораживания–скалывания удалось выяснить, как встроены в фосфолипидный бислой белки. Этот метод предполагает быстрое замораживание, а затем расщепление мембран с помощью очень острого лезвия. При этом их внутренние поверхности обнажаются и становятся доступными для обозрения. На поверхностях обнаруживаются различные частицы, главным образом белковые, которые иногда погружены в бислой, а иногда пронизывают его насквозь. В целом, чем выше метаболическая активность мембраны, тем больше в ней обнаруживается белковых частиц: в мембранах хлоропластов (75% белка) их очень много (рис. 7.12), а в метаболически инертной оболочке аксона (18% белка) их нет совсем. Неодинаково распре-

делены они также на внутренней и наружной сторонах мембраны.

5.9.5. Гликолипиды и холестерол

В мембранах содержатся также гликолипиды и холестерол. Гликолипиды — это липиды с присоединенными к ним углеводами. Как и у фосфолипидов, у гликолипидов имеются полярные головы и неполярные хвосты. Холестерол близок к липидам; в его молекуле также имеется полярная часть.

5.9.6. Жидкостно-мозаичная модель мембраны

В 1972 г. Сингер и Николсон (Singer, Nicolson) предложили **жидкостно-мозаичную модель** мембраны, согласно которой белковые молекулы плавают в жидком фосфолипидном бислое. Они образуют в нем как бы своеобразную мозаику, но поскольку бислой этот жидкий, то и сам мозаичный узор не жестко фиксирован; белки могут менять в нем свое положение. Покрывающая клетку тонкая мембрана напоминает пленку мыль-

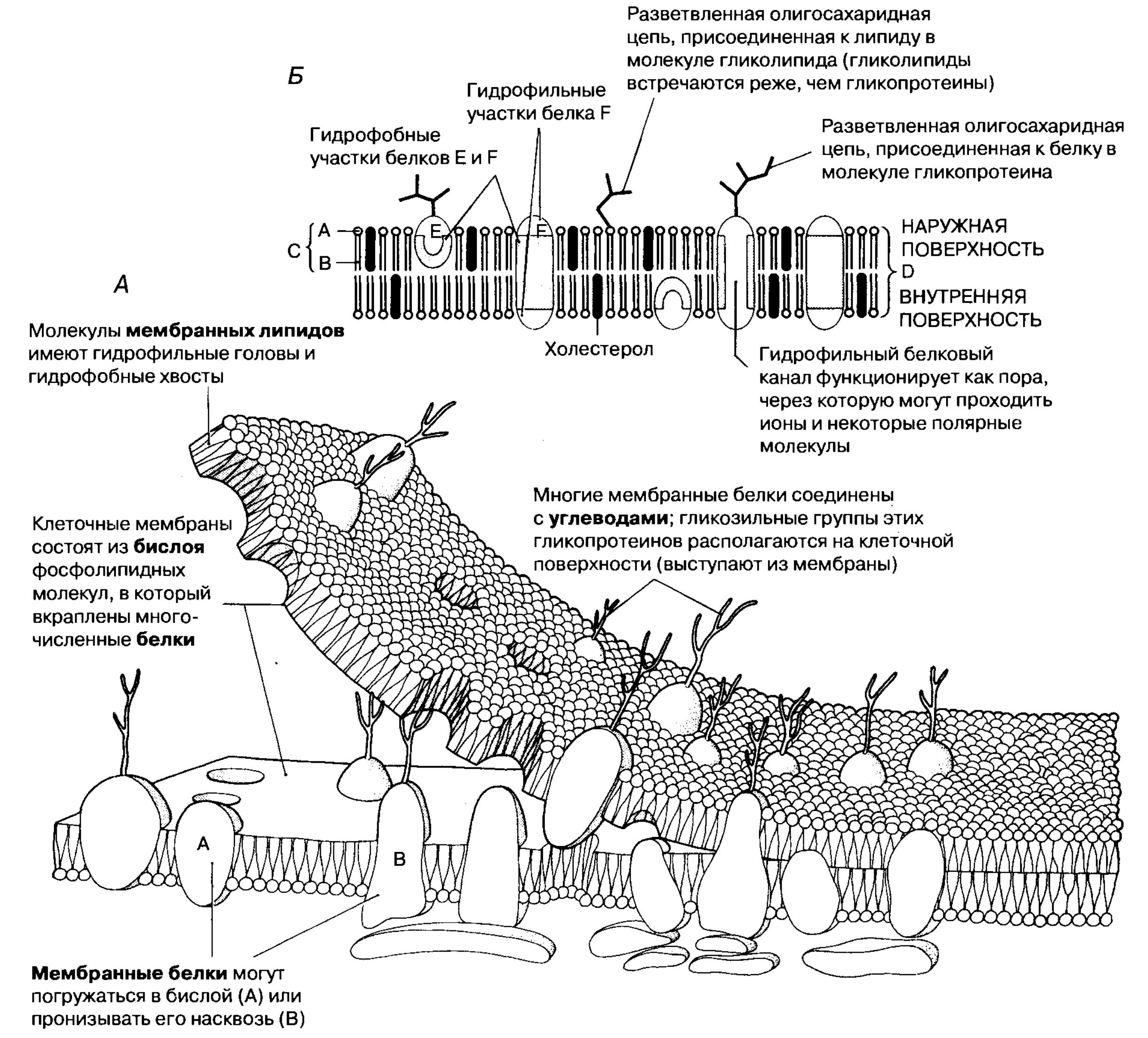


Рис. 5.16. А. Трехмерное изображение жидкостно-мозаичной модели мембраны. Б. Плоскостное ее изображение. Гликопротеины и гликолипиды связаны только с наружной поверхностью мембраны.

ного пузыря — она тоже все время «переливается». На рис. 5.16 представлено плоскостное изображение жидкостно-мозаичной модели мембраны и ее трехмерная модель.

> ***5.3.*** *Какие структуры обозначены буквами A, B, C и D на рис. 5.16, Б?*

Ниже суммированы известные нам данные, касающиеся строения и свойств клеточных мембран.

1. Толщина мембран составляет около 7 нм.
2. Основная структура мембраны — фосфолипидный бислой.
3. Гидрофильные головы фосфолипидных молекул обращены наружу — в сторону водного содержимого клетки и в сторону наружной водной среды.
4. Гидрофобные хвосты обращены внутрь — они образуют гидрофобную внутреннюю часть бислоя.
5. Фосфолипиды находятся в жидком состоянии и быстро диффундируют внутри бислоя — перемещаются в латеральном направлении.
6. Жирные кислоты, образующие хвосты фосфолипидных молекул, бывают насыщенными и ненасыщенными (см. гл. 3, рис. 3.17). В ненасыщенных кислотах имеются изломы, что делает упаковку бислоя более рыхлой. Следовательно, чем больше степень ненасыщенности, тем более жидкую консистенцию имеет мембрана.
7. Бóльшая часть белков плавает в жидком фосфолипидном бислое, образуя в нем своеобразную мозаику, постоянно меняющую свой узор.
8. Белки сохраняют связь с мембраной, поскольку в них есть участки, состоящие из гидрофобных аминокислот, взаимодействующих с гидрофобными хвостами фосфолипидов; вода из этих мест выталкивается. Другие участки белков гидрофильны. Они обращены либо к окружению клетки, либо к ее содержимому, т. е. к водной среде.
9. Некоторые мембранные белки лишь частично погружены в фосфолипидный бислой, тогда как другие пронизывают его насквозь.
10. К некоторым белкам и липидам присоединены разветвленные олигосахаридные цепочки, играющие роль антенн. Такие соединения называются соответственно гликопротеинами и гликолипидами.
11. В мембранах содержится также холестерол. Подобно ненасыщенным жирным кислотам он нарушает плотную упаковку фосфолипидов и делает их более жидкими. Это важно для организмов, живущих в холодной среде, где мембраны могли бы затвердевать. Холестерол делает мембраны также более гибкими и вместе с тем более прочными. Без него они бы легко разрывались.
12. Две стороны мембраны, наружная и внутренняя, различаются и по составу, и по функциям.

5.9.7. Функции мембран

Фосфолипидный бислой, как уже было сказано, составляет основу структуры мембраны. Он также ограничивает проникновение полярных молекул и ионов в клетку и выход их из нее. Ряд функций выполняют и другие компоненты мембран.

1. **Белки-каналы и белки-переносчики** осуществляют избирательный транспорт полярных молекул и ионов через мембрану (об активном транспорте и облегченной диффузии см. разд. 5.9.8).
2. **Ферменты.** Белки нередко функционируют как ферменты. В качестве примера укажем на микроворсинки эпителия, выстилающего некоторые отделы кишечника. Плазматические мембран этих эпителиальных клеток содержат пищеварительные ферменты.
3. **Рецепторные молекулы**. У всех белковых молекул весьма специфическая конформация, о чем мы уже говорили в гл. 3 и 4. Это делает их идеальными рецепторами, т. е. молекулами, при помощи которых от клетки к клетке передаются те или иные сигналы. Например, гормоны являющиеся химическими посредниками, циркулируют в крови, но присоединяются они

только к особым клеткам-мишеням, у которых есть соответствующие рецепторы. Нейромедиаторы — химические вещества, обеспечивающие проведение нервных импульсов, — тоже связываются с особыми рецепторными белками нервных клеток.

4. **Антигены** действуют как маркеры, своего рода «ярлыки», позволяющие опознать клетку. Это гликопротеины, т. е. белки с присоединенными к ним разветвленными олигосахаридными боковыми цепями, играющими роль «антенн». Существует бесчисленное множество возможных конфигураций этих боковых цепей, так что у каждой клетки может быть свой особый маркер. С помощью маркеров клетки способны распознавать другие клетки и действовать согласованно с ними, например при формировании тканей и органов у многоклеточных организмов. Это же свойство позволяет иммунной системе распознавать и атаковать чужеродные антигены.
5. **У гликолипидов** тоже имеются разветвленные олигосахаридные боковые цепи и они также помогают клеткам распознавать друг друга. Гликолипиды могут служить рецепторами для химических сигналов. Вместе с гликопротеинами гликолипиды обеспечивают правильное сцепление клеток при их объединении в ткани.
6. **Перенос энергии.** При фотосинтезе и дыхании в мембранах соответственно хлоропластов и митохондрий действуют системы переноса энергии, в которых также участвуют белки.
7. **Холестерол** служит дополнительным «стопором», препятствующим перемещению полярных молекул через мембрану в обоих направлениях — в клетку и из клетки.

5. 9. 8. Транспорт через плазматическую мембрану

Хотя толщина плазматических мембран составляет обычно всего около 7 нм, они служат барьером для ионов и молекул, в особенности для полярных (водорастворимых) молекул, таких как глюкоза или аминокислоты, поскольку неполярные (гидрофобные) липиды мембран эти вещества отталкивают. Барьер не дает водному содержимому клетки ускользнуть из нее. Тем не менее по ряду причин транспорт через мембраны все же должен идти, поскольку необходимо обеспечивать:

1) доставку питательных веществ;
2) удаление конечных продуктов обмена («отходов»);
3) секрецию различных полезных веществ;
4) создание ионных градиентов, весьма важных для нервной и мышечной деятельности;
5) поддержание в клетке соответствующего pH и надлежащей ионной концентрации, которые нужны для эффективной работы клеточных ферментов.

Мы обсудим здесь транспорт веществ через плазматическую мембрану, отметив, что аналогичный характер носит и транспорт через мембраны клеточных органелл. Существует четыре основных механизма для поступления веществ в клетку или выхода их из клетки наружу: **диффузия, осмос, активный транспорт** и **экзо-** или **эндоцитоз**. Два первых процесса носят пассивный характер, т. е. не требуют затрат энергии; два последних — активные процессы, связанные с потреблением энергии.

Диффузия и облегченная диффузия

Диффузией называют перемещение веществ из области с высокой их концентрацией в область с низкой концентрацией по диффузионному градиенту. Это пассивный процесс, не требующий затрат энергии и протекающий спонтанно. Если, например, оставить в закрытой комнате открытым флакон духов, то духи будут постепенно распространяться по всей комнате до тех пор, пока не распределятся в ней равномерно. Обусловливается это беспорядочным движением молекул за счет их кинетической энергии (энергии движения). Каждый тип молекул перемещается по своему собственному диффузионному градиенту независимо от других молекул. Кислород, например, диффундирует из легких в кровь, а диоксид углерода — в обратном направлении.

На скорость диффузии влияют в первую очередь три фактора.

1. Крутизна диффузионного градиента, т. е. различие в концентрации между пунктом

А и пунктом В; чем круче градиент, тем выше скорость диффузии. Клетке выгодно поддерживать крутой диффузионный градиент, если требуется быстрая доставка тех или иных веществ. В легких, например, этого можно достичь за счет ускорения тока крови, проходящей через них, или за счет усиленного дыхания.

2. Чем больше площадь поверхности мембраны, через которую диффундирует вещество, тем быстрее идет диффузия. Для клеток, форма которых близка к сферической, площадь поверхности по отношению к объему тем меньше, чем крупнее клетка. Это налагает ограничения на размеры клеток. Очень крупная аэробная клетка не могла бы, например, достаточно быстро получать кислород, если бы он поступал в нее только за счет диффузии. Некоторые животные клетки для увеличения площади поверхности, через которую идет поглощение, снабжены микроворсинками.

3. Скорость диффузии быстро снижается с увеличением расстояния (она обратно пропорциональна квадрату расстояния). Диффузия, следовательно, эффективна лишь на очень коротких отрезках пути. Это тоже налагает ограничения на размеры клеток. Диффузия служит клеткам для внутреннего транспорта молекул, поэтому диаметр большинства клеток не превышает 50 мкм и любая часть клетки отстоит от ее поверхности не более, чем на 25 мкм. Какая-либо аминокислота может, например, преодолеть путь в несколько микрометров за считанные секунды, но чтобы пройти несколько сантиметров, ей понадобится не один день. С этой точки зрения важно, что мембраны такие тонкие — молекулы или ионы могут проходить через них быстро.

Факторы, влияющие на скорость диффузии, объединены в законе Фика. Он гласит, что скорость диффузии пропорциональна следующему выражению:

$$\frac{\text{Площадь поверхности мембраны} \times \text{Разность концентраций по обе стороны мембраны}}{\text{Толщина мембраны}}$$

Итак, какие молекулы могут проходить через мембраны за счет диффузии? Быстро диффундируют через мембраны такие газы, как кислород и диоксид углерода. Молекулы воды, хотя и сильно поляризованные, достаточно малы для того, чтобы без помех проскользнуть между гидрофобными молекулами фосфолипидов. Вместе с тем ионы и более крупные полярные молекулы гидрофобными участками мембраны отталкиваются, а потому диффундируют через мембрану крайне медленно. Для их поступления в клетку требуются другие механизмы.

Некоторые ионы и полярные молекулы проникают в клетку при помощи особых транспортных белков. Это **белки-каналы** и **белки-переносчики**. Заполненные водой гидрофильные каналы, или поры, этих белков имеют строго определенную форму, соответствующую тому или иному иону или молекуле. Иногда канал проходит не внутри одной белковой молекулы, а между несколькими соседними молекулами. Диффузия по каналам идет в обоих направлениях. Такую диффузию — при помощи транспортных белков — называют **облегченной диффузией**. Транспортные белки, по которым проходят ионы, называются ионными каналами. Обычно ионные каналы снабжены «воротами», т. е. могут открываться и закрываться. Ионные каналы, способные открываться и закрываться, играют важную роль при проведении нервных импульсов.

У **белков-каналов** форма *фиксирована* (рис. 5.16, *Б*). Было показано, что болезнь, известная как цистозный фиброз, есть результат дефекта в белке, который служит каналом для хлорид-ионов. У **белков-переносчиков** форма, наоборот, претерпевает быстрые *изменения*, до 100 циклов в секунду. Они существуют в двух состояниях, и механизм их действия напоминает игру в «пинг-понг». На рис. 5.17 показано, как функционирует этот механизм. Связывающие участки белка-переносчика в одном состоянии («пинг») обращены наружу, а в другом («понг») внутрь клетки. Чем выше концентрация растворенных молекул или ионов, тем больше шансов на то, что они окажутся связанными. Если концентрация растворенного вещества снаружи выше, чем в клетке, как в примере с глюкозой на рис. 5.17, то реальный поток этого вещества будет направлен внутрь, и оно будет поступать в клетку. Именно так глюкоза проникает в эритроциты. Перемещение такого рода имеет все характерные признаки диффузии, хотя оно и об-

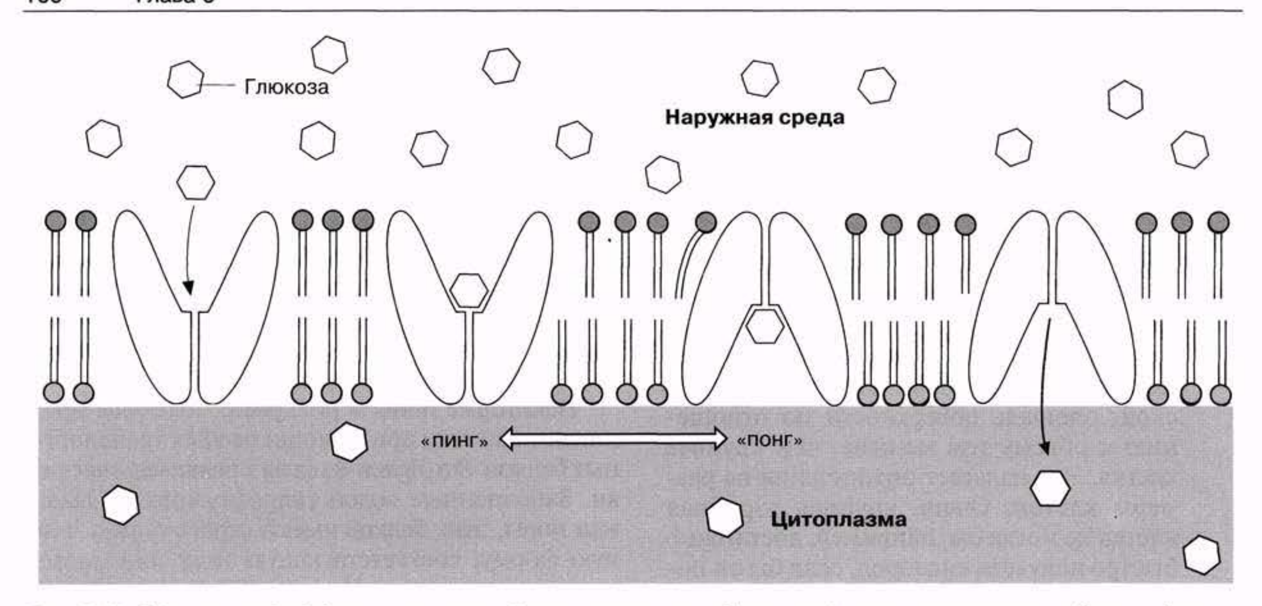


Рис. 5.17. Облегченная диффузия с участием белка-переносчика. Белок пребывает попеременно в одном из двух состояний — «пинг» и «понг». Поскольку концентрация молекул глюкозы (шестиугольники) в наружной среде выше, реальный ее поток направлен в данном случае внутрь клетки — по диффузионному градиенту.

легчается участием белка. Еще одним примером облегченной диффузии может служить перемещение хлорид- и гидрокарбонат-ионов между эритроцитами и плазмой крови при так называемом хлоридном сдвиге. Это один из механизмов, обеспечивающих частичную и избирательную проницаемость мембран.

Осмос

Диффузия воды через полупроницаемые мембраны из области с высокой ее концентрацией в область с низкой концентрацией называется осмосом. Удобно рассматривать осмос как одну из

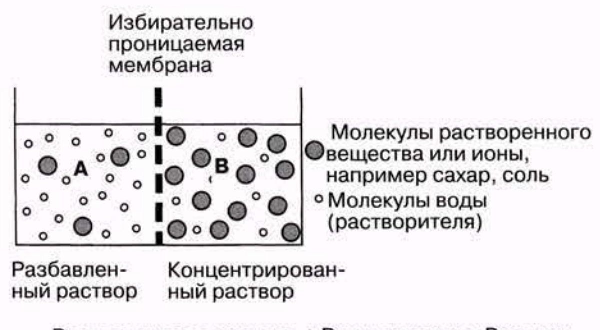


Рис. 5.18. Два раствора, разделенных избирательно проницаемой мембраной.

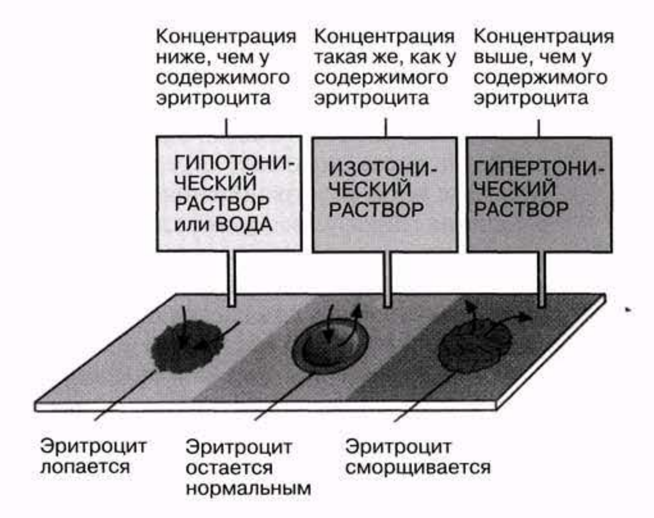


Рис. 5.19. Поведение эритроцитов в растворах разной концентрации. У гипотонического раствора водный потенциал выше, чем у содержимого эритроцита. Поэтому вода путем осмоса поступает в клетку и разрывает ее — содержимое эритроцита выходит наружу. У гипертонического раствора водный потенциал ниже, чем у клеточного содержимого и вода уходит из клетки — эритроцит сморщивается. В изотоническом растворе водные потенциалы раствора и клеточного содержимого равны, поэтому реального перемещения воды ни в ту, ни в другую сторону не происходит, и объем клетки не меняется, остается нормальным. Плазма крови должна быть изотоничной по отношению к эритроцитам и другим клеткам тела.

форм диффузии, при которой перемещаются только молекулы воды. Обратимся к ситуации, представленной на рис. 5.18. Молекулы растворенного вещества в этом случае слишком велики, чтобы пройти через поры в мембране, так что равновесие может быть достигнуто только за счет перемещения молекул воды. В растворе А концентрация *воды* выше, поэтому реальный обусловленный осмосом поток воды направлен от А к В. По достижении равновесия реальный поток будет равен нулю. Стремление молекул воды перемещаться из одного места в другое измеряется **водным потенциалом**; обозначается эта величина греческой буквой ψ («пси»). Вода *всегда* движется из области с высоким водным потенциалом в область с низким потенциалом. Молекулы растворенного вещества снижают водный потенциал (в сущности, они «разбавляют» воду!). Степень этого снижения называют **осмотическим потенциалом**, ψ_o. Рис. 5.19 иллюстрирует влияние различных растворов на эритроциты. Об осмосе в растительных клетках мы будем говорить в гл. 13.

5.4. *Ознакомьтесь с рис. 5.18 и скажите, у каких растворов*

а) более высокая концентрация молекул воды,

б) более высокая концентрация молекул растворенного вещества,

в) более высокий водный потенциал и

г) более отрицательный осмотический потенциал?

д) Какое из двух значений водного потенциала, −2000 кПа или −1000 кПа, выше?

Активный транспорт

Активный транспорт — это **сопряженный с потреблением энергии перенос** молекул или ионов через мембрану **против** градиента концентрации. Энергия требуется потому, что вещество должно двигаться **вопреки** своему естественному стремлению диффундировать в противоположном направлении. Движение это обычно однонаправленное, тогда как диффузия обратима. Источником энергии для активного транспорта служит АТФ — соединение, образующееся в процессе дыхания и выполняющее в клетке роль носителя



Рис. 5.20. Концентрация (в миллимолях) Na^+, K^+, и Cl^- в эритроцитах и в окружающей их среде.

энергии. Поэтому в отсутствие дыхания активный транспорт идти не может.

Во внеклеточных и внутриклеточных жидкостях преобладают ионы натрия (Na^+), ионы калия (K^+) и хлорид-ионы (Cl^-). На рис. 5.20 видно, что концентрации этих ионов внутри эритроцитов и в плазме крови человека весьма различны. Внутри эритроцитов, как и в большинстве клеток, концентрация калия значительно выше, чем снаружи. Другая характерная особенность заключается в том, что внутриклеточная концентрация калия превышает концентрацию натрия.

Если каким-либо специфическим воздействием, например с помощью цианида, подавить дыхание эритроцитов, то их ионный состав начнет постепенно меняться и в конце концов сравняется с ионным составом плазмы крови. Это показывает, что данные ионы могут пассивно диффундировать через плазматическую мембрану эритроцитов, но что в норме за счет энергии, поставляемой процессом дыхания, идет их активный транспорт, благодаря которому и поддерживаются концентрации, указанные на рис. 5.20. Иными словами, натрий активно выкачивается из клетки, а калий активно накачивается в нее.

Активный транспорт осуществляется при помощи **белков-переносчиков**, локализующихся в плазматической мембране. Этим белкам в отличие от тех, о которых мы говорили при обсуждении облегченной диффузии, для изменения их конформации требуется энергия. Поставляет эту энергию АТФ, образующийся в процессе дыхания.

Сравнительно недавно выяснилось, что у большей части клеток в плазматической мембра-

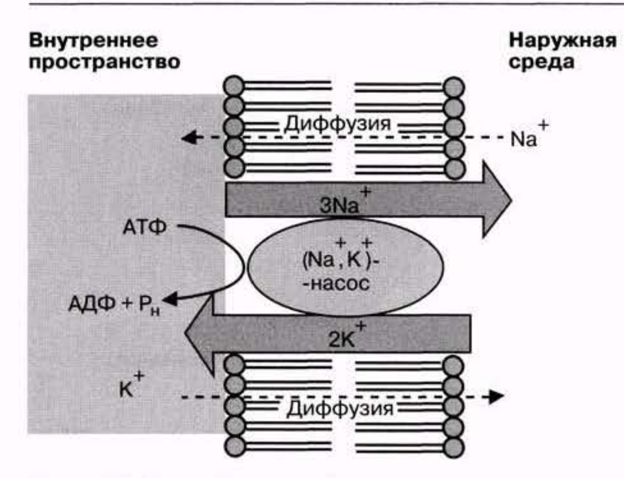


Рис. 5.21. Натрий-калиевый насос.

не действует **натриевый насос**, активно выкачивающий натрий из клетки. В животных клетках натриевый насос сопряжен с калиевым насосом, активно поглощающим ионы калия из внешней среды и переносящим их в клетку. Такой объединенный насос называют **натрий-калиевым насосом** [(Na^+, K^+)-насос]. Поскольку насос имеется почти во всех животных клетках и выполняет в них ряд важных функций, он представляет собой хороший пример механизма активного транспорта. О его физиологическом значении свидетельствует тот факт, что более трети АТФ, потребляемого животной клеткой в состоянии покоя, расходуется на перекачивание натрия и калия.

Насос — это особый белок-переносчик, локализующийся в мембране таким образом, что он пронизывает всю ее толщу (рис. 5.21). С внутренней стороны мембраны к нему поступают натрий и АТФ, а с наружной — калий. Перенос натрия и калия через мембрану совершается в результате конформационных изменений, которые претерпевает этот белок. Обратите внимание, что на каждые два поглощенных иона калия из клетки выводится три иона натрия. Вследствие этого содержимое клетки становится более отрицательным по отношению к внешней среде, и между двумя сторонами мембран возникает разность потенциалов. Это ограничивает поступление в клетку отрицательно заряженных ионов (анионов), например хлорид-ионов. Именно данным обстоятельством объясняется тот факт, что концентрация хлорид-ионов в эритроцитах ниже, чем в плазме крови (рис. 5.20), хотя эти ионы могут поступать в клетки и выходить из них за счет облегченной диффузии. Положительно заряженные ионы (катионы), напротив, притягиваются клеткой. Таким образом, оба фактора — концентрация и электрический заряд — важны при определении того, в каком направлении будут перемещаться через мембрану ионы.

Натрий-калиевый насос необходим животным клеткам для поддержания осмотического баланса (осморегуляции). Если он перестанет работать, клетка начнет набухать и в конце концов лопнет. Произойдет это потому, что с накоплением ионов натрия в клетку под действием осмотических сил будет поступать все больше и больше воды. Ясно, что бактериям, грибам и растениям с их жесткими клеточными стенками такой насос не требуется. Животным клеткам он нужен также для поддержания электрической активности в нервных и мышечных клетках и, наконец, для активного транспорта некоторых веществ, например сахаров и аминокислот. Высокие концентрации калия требуются также для белкового синтеза, гликолиза, фотосинтеза и для некоторых других жизненно важных процессов.

5.5. *Попытайтесь объяснить следующие наблюдения.*

а) Если ионы K^+ удаляют из среды, в которой находятся эритроциты, то приток натрия в клетки и отток калия из клеток резко усиливаются.

б) Если в клетки вводят АТФ, то усиливается отток Na^+.

Активный транспорт осуществляется всеми клетками, но в некоторых случаях он играет особо важную роль. Именно так обстоит дело в клетках эпителия, выстилающего кишечник и почечные канальцы, поскольку функции этих клеток связаны с секрецией и всасыванием.

АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ В КИШЕЧНИКЕ. Всасываясь в тонком кишечнике, продукты переваривания пищи должны пройти через клетки эпителия, выстилающего стенку кишки. Затем глюкоза, аминокислоты и соли через клетки, образующие стенки кровеносных сосудов, поступают в кровь и доставляются кровью в печень. Вскоре после приема пищи концентрация продуктов ее пере-

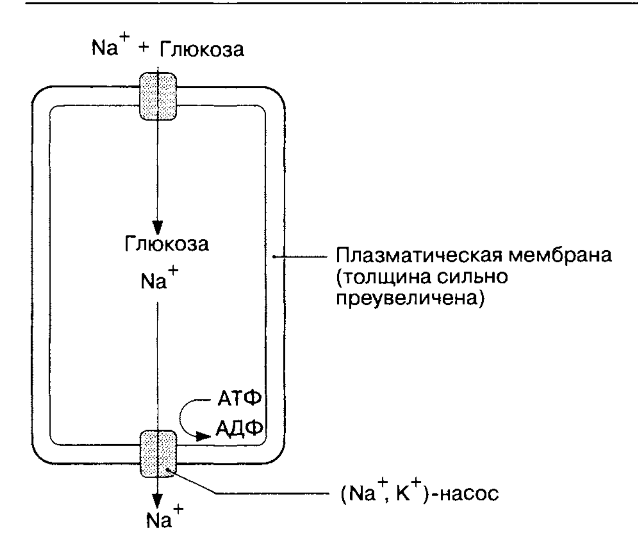


Рис. 5.22. Активный транспорт глюкозы через плазматическую мембрану клетки кишечника или почки. (На основе рис. 36.12 в книге L. Stryer (1981) Biochemistry, 2 nd ed., Freeman.)

варивания достигает в кишечнике довольно высокого уровня, так что всасывание в какой-то мере является и результатом диффузии. Однако диффузия здесь происходит очень медленно, и ее должен дополнять активный транспорт. Как видно из рис. 5.22, этот активный транспорт сопряжен с работой (Na^+, K^+)- насоса.

Натрий, выкачиваемый из клетки натрий-калиевым насосом, стремится диффундировать обратно в клетку. В мембране находится транспортный белок, которому для выполнения его функций требуются натрий и глюкоза. Они транспортируются в клетку вместе пассивно, за счет **облегченной диффузии**. Активный транспорт аминокислот совершается при участии аналогичного белкового «натрий-аминокислотного» переносчика; активной частью этого процесса является выкачивание натрия наружу.

АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ В НЕРВНЫХ И МЫШЕЧНЫХ КЛЕТКАХ. В нервных и мышечных клетках натрий-калиевый насос обеспечивает возникновение в плазматической мембране разности потенциалов, называемой **потенциалом покоя** (о проведении нервных импульсов см. гл. 17, а о мышечном сокращении — гл. 18).

В мембранах саркоплазматического ретикулума мышечных клеток действует кальциевый насос; в этом случае в саркоплазматический ретикулум (специализированная форма эндоплазматического ретикулума) из окружающей его цитоплазмы активно накачивается кальций. Мышечное сокращение наступает в ответ на быстрое высвобождение кальция, вызванное нервным импульсом.

АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ В ПОЧКАХ. В почках также имеет место активный транспорт: из проксимальных извитых канальцев почки активно транспортируются натрий и глюкоза, а в корковом веществе почки — натрий. Более подробно эти процессы рассматриваются в гл. 20.

АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ В РАСТЕНИЯХ. Одним из примеров активного транспорта у растений может служить поступление сахаров во флоэму; по ней сахара доставляются в другие части растения (гл. 13). Особо важную роль играет этот процесс в листьях.

Эндоцитоз и экзоцитоз

Эндоцитоз и экзоцитоз — это два активных процесса, посредством которых различные материалы транспортируются через мембрану либо в клетки (эндоцитоз), либо из клеток (экзоцитоз) (рис. 5.23).

При **эндоцитозе** плазматическая мембрана образует впячивания или выросты, которые затем, отшнуровываясь, превращаются в пузырьки или вакуоли[1]. Различают два типа эндоцитоза.

1. **Фагоцитоз** («поедание») — поглощение клетками твердых частиц. Специализированные клетки, осуществляющие фагоци-

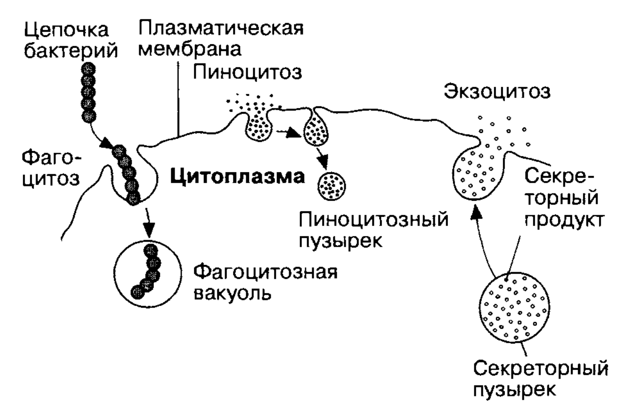


Рис. 5.23. Эндоцитоз и экзоцитоз.

[1] Вакуоль — наполненный жидкостью мембранный мешочек. Пузырек — маленькая вакуоль.

тоз, называются **фагоцитами**; эту функцию выполняют, например, некоторые виды лейкоцитов, поглощающие бактерии. Мембранный мешочек, обволакивающий поглощаемую частицу, называют **фагоцитозной вакуолью**.

2. **Пиноцитоз** («питье») — поглощение клеткой жидкого материала. Пузырьки, которые при этом образуются, часто бывают очень мелкими. В таком случае говорят о **микропиноцитозе** и пузырьки называют **микропиноцитозными**. Яйцеклетки человека именно таким способом поглощают питательные вещества из окружающих фолликулярных клеток. В щитовидной железе гормон тироксин запасается в форме тиреоглобулина в особых полых структурах (фолликулах). Когда возникает потребность в тироксине, фолликулярные клетки поглощают тиреоглобулин путем пиноцитоза и здесь он превращается в тироксин, который затем поступает в кровь. Пиноцитоз характерен для очень многих клеток, как животных, так и растительных (рис. 5.10).

Экзоцитоз — процесс обратный эндоцитозу. Таким способом различные материалы выводятся из клеток: из пищеварительных вакуолей удаляются оставшиеся непереваренными плотные частицы, а из секретарных клеток путем «пиноцитоза наоборот» выводится их секрет. Именно так секретируются в частности ферменты поджелудочной железы (рис. 5.29). В растительных клетках путем экзоцитоза экспортируются материалы, необходимые для построения клеточных стенок (рис. 5.30).

5.10. Клеточные структуры

5.10.1. Ядро

Ядра имеются во всех эукариотических клетках, за исключением зрелых члеников ситовидных трубок флоэмы и зрелых эритроцитов млекопитающих. У некоторых протистов, в частности у *Paramecium*, имеется два ядра — микронуклеус и макронуклеус. Однако, как правило, клетки содержат только одно ядро. При рассмотрении клеток с помощью светового микроскопа ядра сразу бросаются в глаза, потому что из всех клеточных органелл они самые крупные. По этой же причине именно они были описаны первыми среди клеточных структур в ранних исследованиях микроскопистов. Диаметр ядер обычно равен приблизительно 10 мкм.

Ядро необходимо для жизни клетки, поскольку именно оно регулирует всю ее активность. Связано это с тем, что ядро несет в себе генетическую (наследственную) информацию, заключенную в ДНК. ДНК обладает способностью к репликации, причем ее репликация предшествует делению ядра, так что дочерние ядра также получают ДНК. Деление ядра в свою очередь предшествует клеточному делению, благодаря чему и у всех дочерних клеток имеются ядра. Ядро окружено ядерной оболочкой и содержит хроматин, а также одно или несколько ядрышек.

Ядерная оболочка и ядерные поры

В световом микроскопе мембрана, окружающая ядро, представляется одинарной, однако в действительности это **ядерная оболочка**, состоящая из двух мембран. Наружная мембрана переходит непосредственно в эндоплазматический ретикулум (ЭР), как это показано на рис. 5.10, 5.11 и 5.24, и, подобно ЭР, может быть усеяна рибосомами, в которых идет синтез белка. Ядерная оболочка пронизана ядерными порами (рис. 5.24). Они особенно заметны на препаратах, полученных методом замораживания–травления (рис. 5.25). Через ядерные поры происходит обмен различными материалами между ядром и цитоплазмой, например выход в цитоплазму матричной РНК (мРНК) и рибосомных субчастиц или поступление в ядро рибосомных белков, нуклеотидов и молекул, регулирующих активность ДНК (например, некоторых гормонов). Поры имеют определенную структуру, представляющую собой результат слияния наружной и внутренней мембран ядерной оболочки. Эта структура регулирует прохождение молекул через пору.

Хроматин

Хроматин состоит из многих витков ДНК, присоединенных к **гистонам** — белкам основной природы. Нити ДНК настолько длинны (в каждом ядре соматической клетки человека средняя их длина составляет около 1 м!), что они должны быть как-то упорядоченно упакованы, иначе они перепутаются подобно не смотанной в клу-

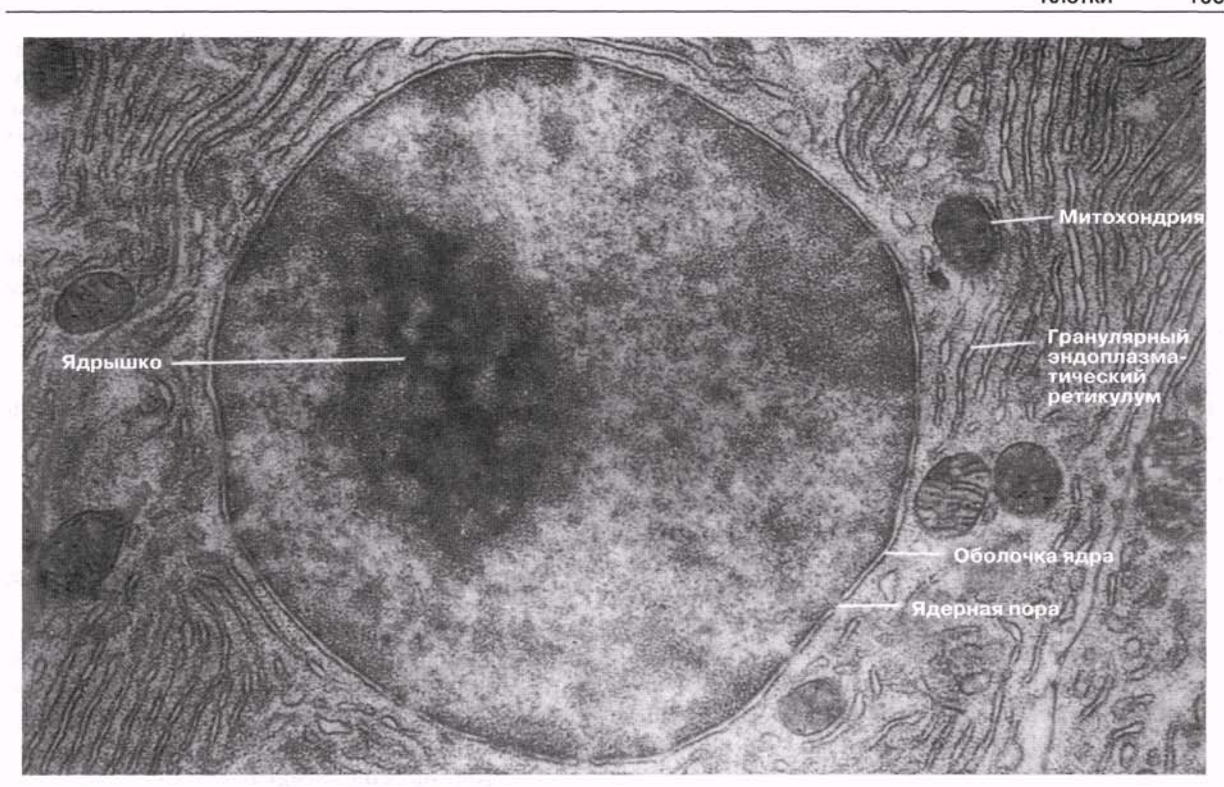


Рис. 5.24. Электронная микрофотография клеточного ядра, полученн с помощью просвечивающего электронного микроскопа. Обратите внимание, что эндоплазматический ретикулум составляет единое целое с ядерной оболочкой.



Рис. 5.25. Электронная микрофотография ядра, на которой видны ядерные поры. (Препарат получен методом замораживания–травления.) ×30 000. При приготовлении таких препаратов быстро замороженные клетки раскалывают металлическим лезвием. Скол проходит в плоскости, представляющей наименьшее сопротивление, часто через мембрану. После удаления льда вытравленная поверхность обнажается.

бок бечевки. Гистоны и ДНК объединены в структуры, по виду напоминающие бусины; их называют нуклеосомами. Упаковка нуклеосом в хроматине тоже носит регулярный характер.

Слово «хроматин» в переводе означает «окрашенный материал», и назван был так хроматин потому, что он легко окрашивается при подготовке к исследованию с помощью светового микроскопа. Во время деления ядра хроматин окрашивается интенсивнее, а значит, становится и более заметным, что объясняется его конденсацией — образованием более туго скрученных (спирализованных) нитей, которые называются **хромосомами**. В интерфазе (период между двумя делениями ядра) хроматин переходит в более диспергированное состояние. Часть его, однако, остается плотно спирализованной и по-прежнему интенсивно окрашивается. Эту часть называют **гетерохроматином**; гетерохроматин имеет вид характерных темных пятен, располагающихся обычно ближе к оболочке ядра (рис. 5.10–13 и рис. 5.24). Остальной, более рыхло спирализованный, хроматин называется **эухроматином**.

Предполагается, что в нем сосредоточена та ДНК, которая в интерфазе генетически активна.

Ядрышко

Ядрышко представляет собой хорошо заметную округлую структуру, находящуюся внутри ядра (рис. 5.12 и 5.24); это — место образования рибосом. В ядре может быть одно или несколько ядрышек. Ядрышко интенсивно окрашивается, потому что оно содержит большое количество ДНК и РНК. РНК близка по своей структуре к ДНК, так как с ДНК она «переписывается» (транскрибируется). В ядрышке имеется особая плотная область, где располагается ДНК одной или нескольких хромосом. Здесь сосредоточено много копий генов, кодирующих рибосомную РНК (рРНК). Во время деления ядра ядрышко становится невидимым, потому что ДНК диспергируется. По завершении деления ядрышко появляется вновь.

Центральную область ядрышка окружает менее плотная периферическая область, где начинается свертывание рибосомной РНК и идет сборка рибосом — РНК соединяется с белком. Не полностью собранные рибосомы переходят по ядерным порам из ядра в цитоплазму, где их сборка завершается.

5.10.2. Цитоплазма

Живое содержимое эукариотических клеток слагается из ядра и цитоплазмы, которые вместе образуют «протоплазму». Цитоплазма состоит из водянистого основного вещества и находящихся в нем разнообразных органелл. Кроме того, в ней присутствуют различные включения — нерастворимые конечные продукты метаболических процессов и запасные вещества.

Растворимая часть цитоплазмы, или ее **основное вещество** заполняет пространство между клеточными органеллами. Оно содержит систему очень тонких белковых нитей (разд. 5.10.7), в остальном же при изучении в электронном микроскопе представляется прозрачным и бесструктурным. На долю воды в нем приходится приблизительно 90%. В этой воде в растворенном виде содержатся все основные биомолекулы. Истинный раствор образуют ионы и малые молекулы, а именно соли, сахара, аминокислоты, жирные кислоты, нуклеотиды, витамины и растворенные газы. Крупные молекулы — белки — образуют коллоидные растворы. **Коллоидным** называется раствор, в котором молекулы растворенного вещества относительно велики (см. приложение 1, т. 3). Коллоидный раствор может быть золем (невязким) или гелем (вязким); внешние слои цитоплазмы по своей консистенции часто ближе к гелям.

Основное вещество цитоплазмы — это не только место хранения биомолекул. Здесь же протекают и некоторые метаболические процессы, среди них такой важный процесс, как гликолиз.

Если нам удается наблюдать *живую* цитоплазму, то обычно бросается в глаза ее активность — усиленное движение органелл, в частности митохондрий.

5.10.3. Эндоплазматический ретикулум (ЭР)

Одним из самых важных открытий, сделанных с помощью электронного микроскопа, было обнаружение сложно́й системы мембран, пронизывающей цитоплазму всех эукариотических клеток. Эта сеть мембран, получившая название **эндоплазматический ретикулум** (ЭР; от лат. reticulum — сеть), очень хорошо развита в клетке, но лежит за пределами разрешающей способности светового микроскопа. Нередко мембраны усеяны мелкими частицами, которые были названы **рибосомами**.

На ультратонких срезах ЭР имеет вид множества парных параллельных линий (мембран), располагающихся в цитоплазме (рис. 5.24). Однако иногда срез проходит так, что мы получаем возможность посмотреть как бы сквозь поверхность этих мембран, и тогда можно видеть, что в трех измерениях ЭР имеет не трубчатое, а пластинчатое строение. Модель трехмерной структуры ЭР изображена на рис. 5.26. Видно, что ЭР состоит из уплощенных мембранных мешочков, называемых **цистернами**. Цистерны ЭР могут быть покрыты рибосомами, и тогда он называется **шероховатым** или **гранулярным ЭР**; если рибосомы отсутствуют, то его называют **гладким** или **агранулярным ЭР** (строение ближе к трубчатому).

Функции шероховатого ЭР связаны с **транспортом белков**, синтезируемых рибосомами на его поверхности. Подробно белковый синтез описан в гл. 23. Здесь достаточно сказать, что растущая белковая молекула, т. е. цепь из аминокислот, или так называемая полипептидная цепь, остает-



Рис. 5.26. Трехмерная модель эндоплазматического ретикулума.

ся присоединенной к рибосоме до тех пор, пока ее синтез не завершится. Рецептор в мембране ЭР образует канал, по которому новосинтезированный белок переходит в цистерны ЭР.

Транспортируясь по цистернам, белок обычно претерпевает на своем пути весьма существенные изменения. Он может, например, превращаться в гликопротеин. Обычный путь для белка — это путь через шероховатый ЭР в аппарат Гольджи, откуда он либо выходит из клетки наружу (секретируется), либо поступает в другие органеллы той же клетки. Ферменты, содержащиеся в лизосомах, попадают в них именно таким путем (см. также рис. 5.29).

Одной из главных функций агранулярного ЭР является **синтез липидов**. Так, в эпителии кишечника агранулярный ЭР синтезирует липиды из жирных кислот и глицерола, всасывающихся в кишечнике, а затем передает их в аппарат Гольджи для экспорта. В агранулярном ЭР синтезируются также **стероиды** — один из классов липидов. К стероидам принадлежат некоторые гормоны, например кортикостероиды, синтезируемые в коре надпочечников, или половые гормоны тестостерон и эстроген. В мышечных клетках присутствует особая специализированная форма агранулярного ЭР — **саркоплазматический ретикулум**.

5.10.4. Рибосомы

Рибосомы — это очень мелкие органеллы (диаметром около 20 нм). Число рибосом в цитоплазме живых клеток весьма велико как у прокариот, так и у эукариот. В обычной бактериальной клетке содержится до 10 000 рибосом, а в эукариотических клетках число их во много раз больше. Рибосомы служат местом синтеза белка.

Каждая рибосома состоит из двух субчастиц, как это можно видеть на рис. 5.27. Из-за мелких размеров рибосомы при дифференциальном центрифугировании седиментируют последними среди всех других органелл: рибосомную фракцию можно получить лишь после центрифугирования при 100 000 *g* в течение 1—2 ч (см. рис. 5.9). Опыты по седиментации выявили существование двух главных типов рибосом, которые были названы 70S- и 80S-рибосомами[1]. 70S-рибосомы обнаруживаются у прокариот, а несколько более крупные 80S-рибосомы — в цитоплазме эукариотических клеток. Интересно отметить, что в хлоропластах и митохондриях содержатся 70S-рибосомы, что указывает на какое-то родство этих эукариотических органелл с прокариотами (разд. 7.4.1.).

Рибосомы состоят из примерно равных (по массе) количеств РНК и белка. Входящая в их состав РНК, называемая **рибосомной РНК (рРНК)**, синтезируется в ядрышке. Распределение в рибосоме белковых молекул и молекул РНК показано на рис. 5.27. Вместе те и другие молекулы образуют сложную трехмерную структуру.

Во время синтеза белка на рибосомах аминокислоты последовательно соединяются друг с другом, формируя полипептидную цепь. Подробно этот процесс описан в гл. 23. Рибосома служит местом связывания для молекул, участвующих в синтезе, т. е. таким местом, где эти мо-

[1] S (сведберг) — единица, характеризующая скорость седиментации в центрифуге. Чем больше число S, тем выше скорость седиментации.

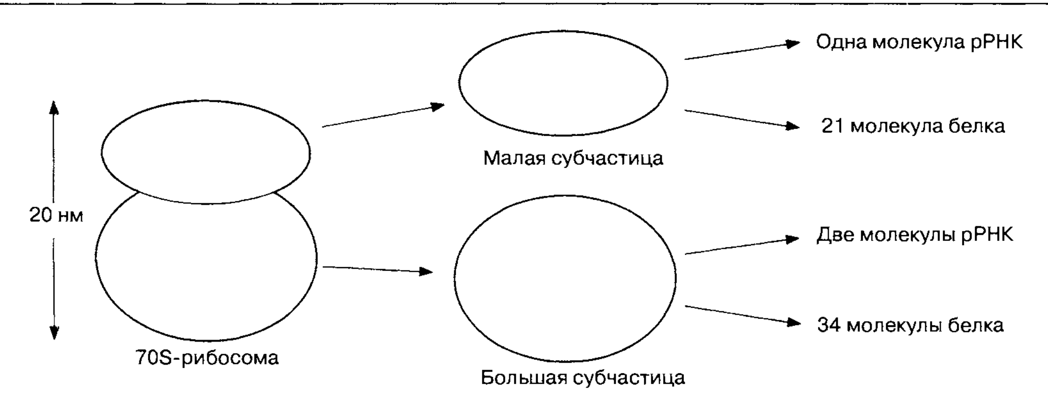


Рис. 5.27. Строение 70S-рибосомы. (В субчастицах 80S-рибосомы больше белка, а в ее большой субчастице содержится не две, а три молекулы рРНК.)

лекулы могут занять по отношению друг к другу совершенно определенное положение. В синтезе участвуют: матричная РНК (мРНК), несущая генетические инструкции от клеточного ядра, транспортная РНК (тРНК), доставляющая к рибосоме требуемые аминокислоты, и растущая полипептидная цепь. Кроме того, в этом процессе участвуют факторы инициации, элонгации и терминации цепи. Весь процесс в целом настолько сложен, что без рибосомы он не мог бы идти эффективно (или не шел бы вообще).

В эукариотических клетках отчетливо видны две популяции рибосом — свободные рибосомы и рибосомы, присоединенные к ЭР (рис. 5.24 и 5.26). Строение тех и других идентично, но часть рибосом связана с ЭР через белки, которые они синтезируют. Такие белки обычно секретируются. Примером белка, синтезируемого свободными рибосомами, может служить гемоглобин, образующийся в молодых эритроцитах.

В процессе синтеза белка рибосома перемещается вдоль нитевидной молекулы мРНК. Процесс идет более эффективно, когда вдоль мРНК перемещается не одна рибосома, а одновременно много рибосом, напоминающих в этом случае бусины на нитке. Такие цепи рибосом называются **полирибосомами** или **полисомами**. На ЭР полисомы обнаруживаются в виде характерных завитков (рис. 5.26).

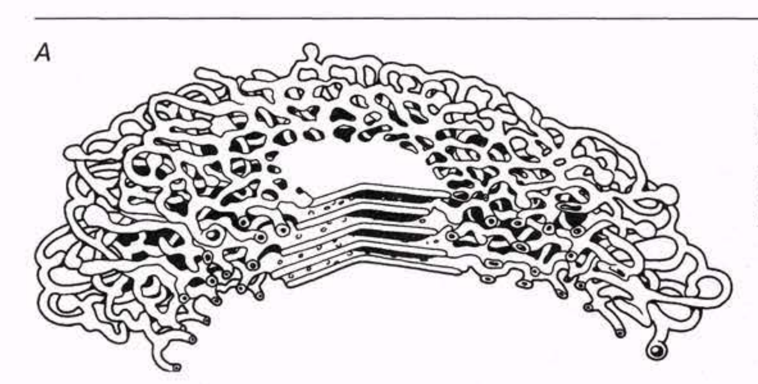
5.10.5. Аппарат Гольджи

Структуру, известную теперь как аппарат Гольджи, впервые обнаружил в клетках в 1898 г. Камилло Гольджи (Camillo Golgi), применивший в своих наблюдениях особую методику окрашивания. Однако подробно исследовать ее удалось только с помощью электронного микроскопа. Аппарат Гольджи содержится почти во всех эукариотических клетках и представляет собой стопку уплощенных мембранных мешочков, так называемых **цистерн**, и связанную с ними систему пузырьков, называемых **пузырьками Гольджи**. Трехмерную структуру аппарата Гольджи трудно выявить при изучении ультратонких срезов, однако предполагают, что вокруг центральной стопки формируется сложная система взаимосвязанных трубочек (рис. 5.28).

На одном конце стопки постоянно образуются новые цистерны путем слияния пузырьков, отпочковывающихся от агранулярного ЭР. Эта «наружная», или формирующаяся сторона стопки выпуклая, тогда как другая, «внутренняя», где завершается созревание и где цистерны вновь распадаются на пузырьки, имеет вогнутую форму. Стопка состоит из многих цистерн, которые постепенно перемещаются от наружной стороны к внутренней.

Функцию аппарата Гольджи составляют транспорт веществ и химическая модификация поступающих в него клеточных продуктов. Функция эта особенно важна в секреторных клетках, хорошим примером которых могут служить ацинарные клетки поджелудочной железы. Эти клетки секретируют пищеварительные ферменты панкреатического сока в выводной проток железы, по которому они поступают в двенадцатиперстную кишку. На рис. 5.29, *А* представлена электронная микрофотография такой клетки, а на рис. 5.29, *Б* — схема упомянутого секреторного пути.

Отдельные этапы этого пути выявляют при помощи радиоактивно меченных аминокислот.



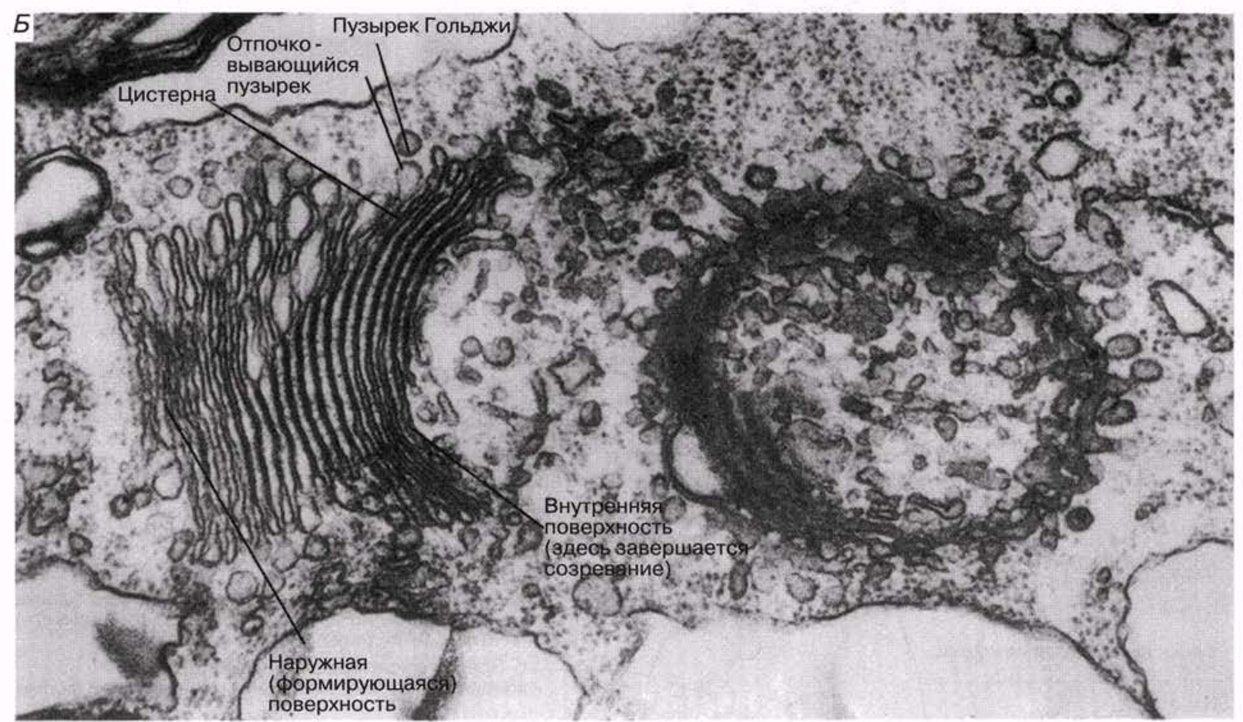


Рис. 5.28. А. Трехмерная структура аппарата Гольджи. Б. Микрофотография, полученная с помощью трансмиссионного электронного микроскопа, на которой видны два аппарата Гольджи: слева — диктиосома в вертикальном разрезе, справа — самая верхняя цистерна, какой она видна сверху. ×50 000.

Из аминокислот в клетке строятся белки. Используя меченые аминокислоты, можно проследить их включение в белки и передвижение по различным клеточным органеллам. Для этого образцы ткани гомогенизируют через разные промежутки времени после введения аминокислот, разделяют клеточные органеллы центрифугированием (рис. 5.9) и определяют, в каких органеллах наблюдается наивысшая радиоактивность. После концентрирования в аппарате Гольджи белок в пузырьках Гольджи транспортируется к плазматической мембране. Конечным этапом является секреция неактивного фермента посредством процесса, обратного пиноцитозу. Пищеварительные ферменты, выделяемые поджелудочной железой, синтезируются в неактивной форме, чтобы они не могли разрушать клетки, в которых они образуются. Примером может служить трипсиноген, превращающийся в активный трипсин в двенадцатиперстной кишке.

Обычно у белков, поступающих в аппарат Гольджи из ЭР, имеются короткие олигосахаридные цепи, т. е. они представляют собой гликопротеины (подобно мембранным белкам, изображенным на рис. 5.16). Такие углеводные «антенны» могут претерпевать в аппарате Гольджи модификацию, превращающую их в маркеры, с помощью которых белок направляется строго по своему назначению. Однако, каким образом ап-

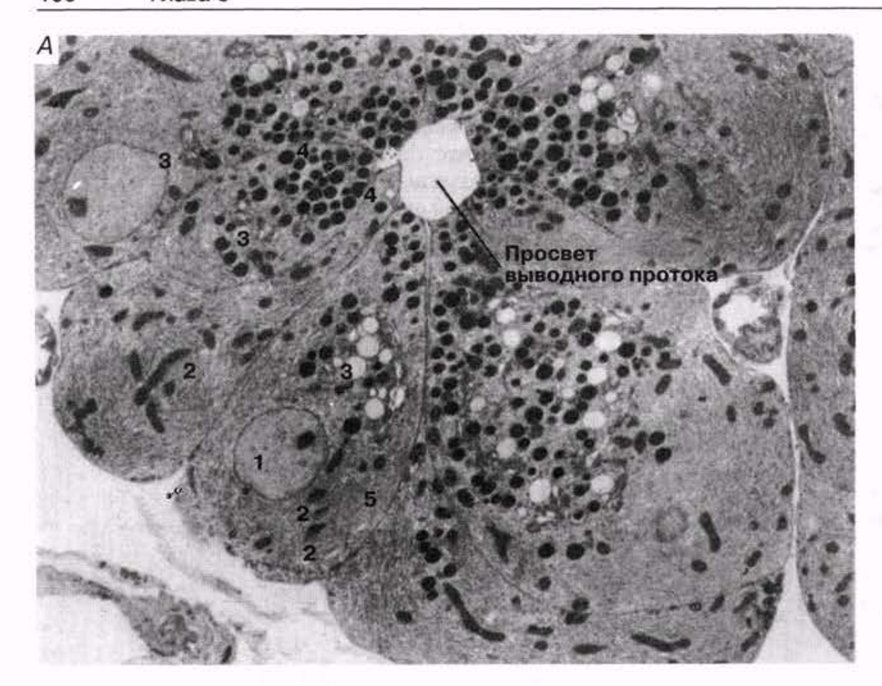


Рис. 5.29. А. Электронная микрофотография ацинуса — группы ацинарных клеток поджелудочной железы, секретирующих ферменты. ×10 400. 1 — ядро; 2 — митохондрия; 3 — аппарат Гольджи; 4 — секреторные гранулы; 5 — гранулярный эндоплазматический ретикулум. Б. Схема синтеза и секреции белка (одного из ферментов) в ацинарной клетке поджелудочной железы.

Б

Группы клеток (ацинусы), секретирующих пищеварительные ферменты

Крупная ветвь выводного протока железы

Часть островка Лангерганса (клетки, секретирующие гормон)

Поперечный срез участка поджелудочной железы (по данным световой микроскопии)

Мелкая ветвь выводного протока

Ацинарные клетки

Один ацинус

Секреция в выводной проток

Секреторные гранулы

Ядро

СУДЬБА РАДИОАКТИВНО МЕЧЕННЫХ АМИНОКИСЛОТ

40 мин

Белки выделяются из клетки

30 мин

Белки в секреторных гранулах

20 мин

Белок в аппарате Гольджи

3 мин

Аминокислоты использованы для синтеза белка, который теперь находится в эндоплазматическом ретикулуме

0 мин

Аминокислоты поступают в клетку

Просвет выводного протока

Неактивный фермент

7. Экзоцитоз (слияние секреторных гранул с плазматической мембраной и выделение неактивных ферментов в выводной проток)

6. Зрелая секреторная гранула содержит концентрированные ферменты в неактивной форме

5. Секреторная гранула (пузырек Гольджи), отпочковывающаяся от аппарата Гольджи

4. Белки проходят через аппарат Гольджи

3. Пузырьки, отделяющиеся от эндоплазматического ретикулума, переносят белки к аппарату Гольджи

2. **Гранулярный эндоплазматический ретикулум** (аминокислоты используются для синтеза белков, которые поступают в эндоплазматический ретикулум)

Ядро

1. Аминокислоты поступают в клетку через плазматическую мембрану в результате активного транспорта; в клетке они доставляются к рибосомам

Митохондрия (поставляет энергию в форме АТФ)

Плазматическая мембрана

парат Гольджи сортирует и распределяет молекулы, в точности не известно.

Иногда аппарат Гольджи участвует в секреции углеводов, например при синтезе материала клеточных стенок у растений. Рис. 5.30 свидетельствует об усиленной его активности в области «клеточной пластинки», т. е. в той области, где после деления ядра между двумя только что образовавшимися дочерними ядрами закладывается новая клеточная стенка.

Пузырьки Гольджи направляются к нужному месту на клеточной пластинке при помощи микротрубочек (разд. 5.10.7). Мембраны этих пузырьков становятся частью плазматических мембран дочерних клеток, а их содержимое используется для построения срединной пластинки и новых клеточных стенок. Целлюлоза поставляется отдельно, но не через аппарат Гольджи а с помощью микротрубочек.

Два рассмотренных нами примера — секреция ферментов клетками поджелудочной железы и образование новых клеточных стенок в делящихся растительных клетках — показывают, каким образом многие клеточные органеллы могут объединяться для выполнения какой-либо одной функции.

Аппаратом Гольджи секретируется гликопротеин муцин, в растворе образующий слизь. Он выделяется бокаловидными клетками, находящимися в толще эпителия слизистой оболочки кишечника и дыхательных путей. В железах листьев некоторых насекомоядных растений, например росянки, аппарат Гольджи секретирует клейкую слизь и ферменты, с помощью которых эти растения ловят и переваривают добычу. Во многих клетках аппарат Гольджи участвует в секреции слизи, воска, камеди и растительного клея.

Помимо секреции различных веществ аппарат Гольджи выполняет и еще одну важную функцию — в нем **формируются лизосомы**, к описанию которых мы теперь перейдем.

5.10.6. Лизосомы

Лизосомы обнаруживаются почти во всех эукариотических клетках. Они представляют собой простые мембранные мешочки (стенка мешочка состоит из одинарной мембраны), наполненные пищеварительными ферментами — протеазами, нуклеазами и липазами, расщепляющими соответственно белки, нуклеиновые кислоты и липиды. Эти ферменты, катализирующие реакции гидролиза (идущие с присоединением воды), лучше всего работают в кислой среде; содержимое лизосом имеет, следовательно, кислую реакцию. Перечисленные выше ферменты должны быть отделены от всех остальных клеточных компонентов и структур, иначе они разрушат эти компоненты и структуры. В живот-ных клетках лизосомы имеют обычно округлую форму а диаметр их составляет 0,2–0,5 мкм (рис. 5.31).

В растительных клетках роль лизосом могут играть крупные центральные вакуоли. Впрочем, в цитоплазме растительных клеток иногда видны тельца, напоминающие по своему виду лизосомы животных клеток.

Заключенные в лизосомах ферменты синтезируются на гранулярном ЭР и транспортируются к аппарату Гольджи. Позже от него отпочковываются пузырьки Гольджи, содержащие ферменты, подвергшиеся необходимым модификациям. Эти пузырьки и превращаются в лизосомы. Лизосомы выполняют ряд функций, которые описаны ниже и перечислены на рис. 5.32.

Переваривание материалов, поглощенных посредством эндоцитоза (путь 1, рис. 5.32)

Процесс эндоцитоза описан в разд. 5.9.8. Лизосомы могут сливаться с пузырьками или вакуолями, образующимися в результате эндоцитоза, высвобождать в них свои ферменты и переваривать находящиеся внутри пузырьков или вакуолей материалы. Иногда этот процесс представляет собой способ поглощения пищи, как, например, у некоторых простейших. В других случаях он выполняет защитную функцию, когда, например, специализированные лейкоциты (фагоциты) захватывают и переваривают попавшие в организм бактерии (рис. 5.23). Продукты переваривания поглощаются и усваиваются цитоплазмой клетки, но часть материала так и остается непереваренной. Вакуоль вместе с этим остаточным материалом направляется к плазматической мембране, и здесь ее содержимое выводится наружу путем экзоцитоза.

Своеобразную роль играют лизосомы в клетках щитовидной железы, которые путем пиноцитоза поглощают тиреоглобулин (разд. 5.9.8). Образовавшиеся пиноцитозные пузырьки сли-

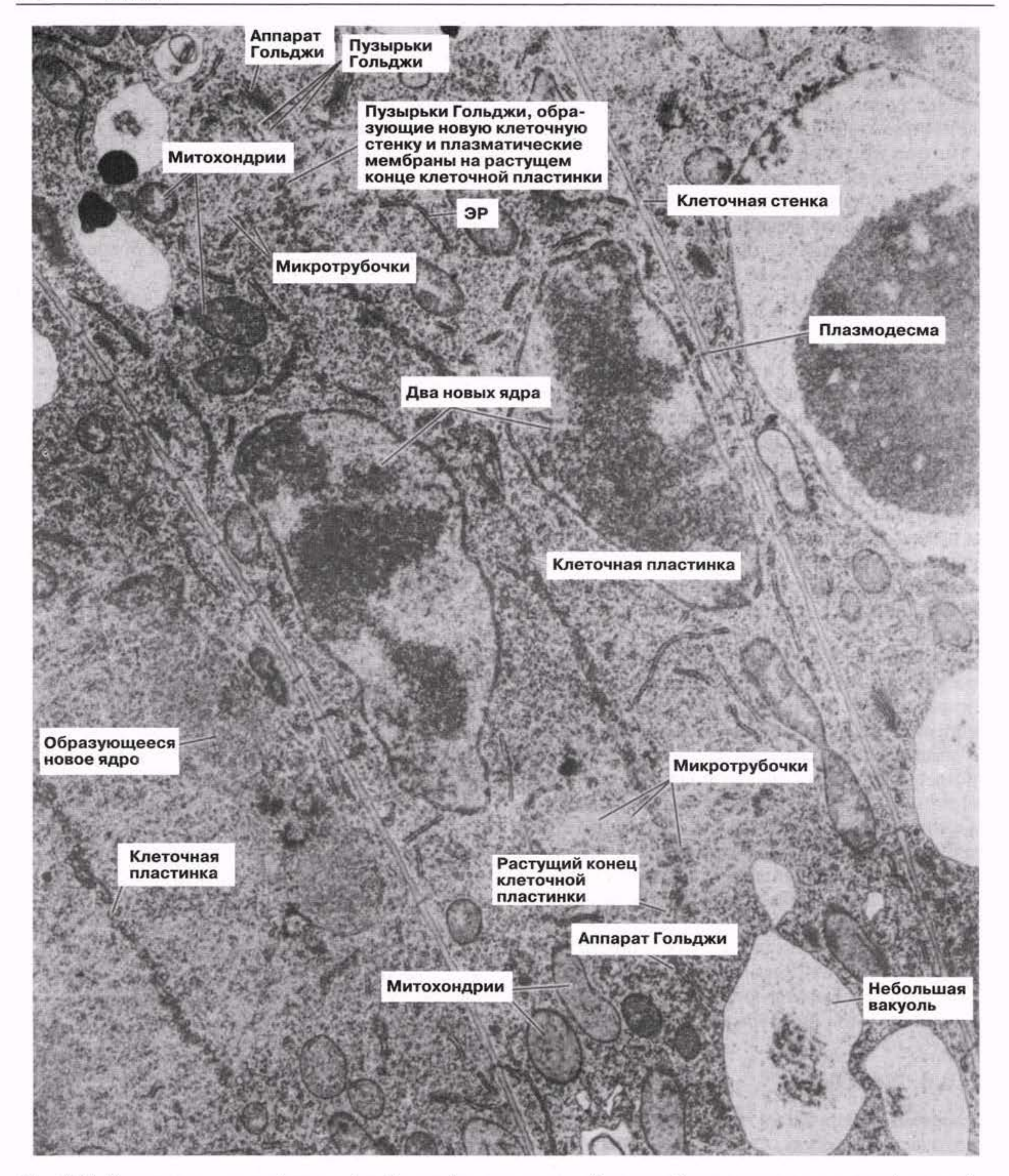


Рис. 5.30. Электронная микрофотография делящейся растительной клетки (располагается на микрофотографии по диагонали). Каждая из двух новых клеток формирует клеточную стенку, материал для которой поступает от центра клетки к периферии. Растущую клеточную стенку называют клеточной пластинкой, поскольку в трехмерном изображении она имеет вид пластинки. Обратите внимание на тесную связь аппарата Гольджи и микротрубочек с растущим концом клеточной пластинки. ×15 000.

Одинарная мембрана лизосомы
ЭР
Митохондрии, переовариваемые внутри лизосомы

Рис. 5.31. *Электронная микрофотография лизосомы, внутри которой перевариваются захваченные ею старые митохондрии. ×90 750.*

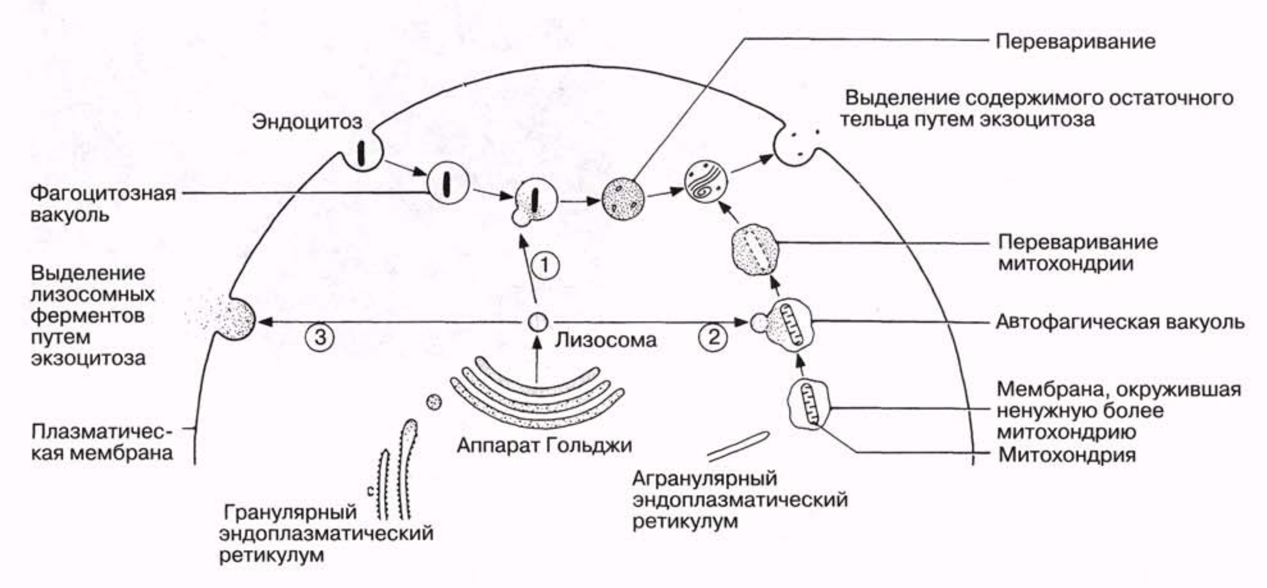


Рис. 5.32. *Три процесса, в которых участвуют лизосомы. Цифры 1, 2 и 3 указывают порядок, в котором эти процессы описаны в тексте.*

ваются с лизосомами, и тиреоглобулин под действием лизосомных ферментов превращается в активный гормон тироксин. После этого лизосомы путем слияния с плазматической мембраной изливают свое содержимое наружу — выделяют этот гормон в кровь.

Автофагия (путь 2, рис. 5.32)

Автофагией называется процесс, посредством которого клетка поглощает и переваривает внутри лизосом свои собственные не нужные ей структуры. Сначала эти структуры окружаются одинарной мембраной, отделяющейся обычно от агранулярного эндоплазматического ретикулума, а затем такой мембранный мешочек с заключенной в нем структурой сливается с лизосомой, образуя так называемую **автофагическую вакуоль**, в которой структура переваривается. Данная последовательность событий входит как составная часть в естественный круговорот цитоплазматических органелл, при котором старые органеллы заменяются новыми.

Выделение ферментов из клетки (экзоцитоз) (путь 3, рис. 5.32)

Иногда ферменты, содержащиеся в лизосомах, высвобождаются из клетки наружу. Это происходит, например, в процессе развития организма при замене хрящей костной тканью. Аналогичное явление можно наблюдать, когда основное вещество кости разрушается при перестройке костной ткани в ответ на повреждения, при новой нагрузке и т. п. В спермиях содержатся специализированные лизосомы, называемые **акросомами**. Из них наружу непосредственно перед оплодотворением выделяются ферменты, с помощью которых спермий прокладывает себе путь к яйцеклетке сквозь окружающие ее клеточные слои, переваривая отделяющий его от яйцеклетки материал.

Автолиз

Автолиз — это саморазрушение клетки, наступающее в результате высвобождения содержимого ее лизосом внутри самой клетки. Именно в связи с этим лизосомы были в свое время метко названы «орудиями самоубийства» (suicide bags). При некоторых процессах дифференцировки автолиз представляет собой нормальное явление; он может распространяться на всю ткань, как это, например, имеет место при резорбции хвоста головастика во время метаморфоза. Другой пример — превращения, которые претерпевает матка. Во время беременности матка сильно увеличивается, чтобы вместить растущий плод. После родов она постепенно приобретает свои обычные размеры в результате самопереваривания большого числа клеток. Наблюдается автолиз также и в мышцах долго остающихся без работы. После гибели клетки тоже наступает автолиз; именно поэтому пищевые продукты портятся, если они не были заморожены. Иногда автолиз является следствием некоторых лизосомных болезней.

5.10.7. Микротрубочки

Электронный микроскоп выявил наличие структуры в «основном веществе» цитоплазмы, которое ранее представлялось бесструктурным. Во всех эукариотических клетках была обнаружена сеть тонких белковых нитей. Все вместе они образуют так называемый **цитоскелет**. Различают по меньшей мере три типа таких структур: **микротрубочки, микрофиламенты и промежуточные филаменты**. Их функции связаны с внутрикле-

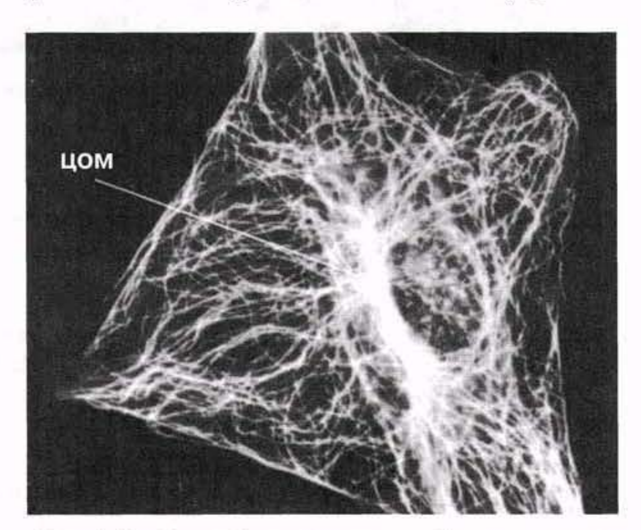


Рис. 5.33. Распределение микротрубочек в клетке. Микротрубочки расходятся от центра организации микротрубочек (ЦОМ), находящегося рядом с ядром. В ЦОМ содержится центриоль. Микротрубочки видны на этой микрофотографии благодаря использованию флуоресцирующих антител, способных специфически соединяться с их белком. Представленная здесь клетка — фибробласт; фибробласты обычно содержатся в соединительной ткани; в них синтезируется коллаген.

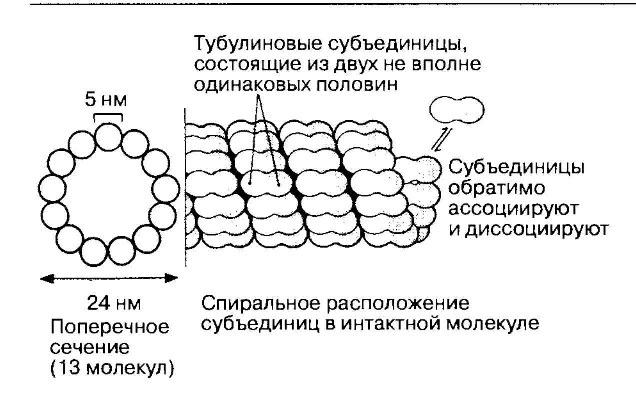


Рис. 5.34. Расположение тубулиновых субъединиц в микротрубочке.

точным движением, со способностью клеток поддерживать свою форму, а также с некоторыми другими видами активности клеток, такими, например, как эндоцитоз и экзоцитоз. Мы рассмотрим здесь только микротрубочки.

Микротрубочки содержатся почти во всех эукариотических клетках (рис. 5.33). Это полые, очень тонкие неразветвленные трубочки диаметром приблизительно 24 нм; их стенки толщиной около 5 нм построены из спирально упакованных субъединиц белка тубулина (рис. 5.34). Рис. 5.30 дает представление о том, как выглядят микротрубочки на электронных микрофотографиях. Растут микротрубочки с одного конца путем добавления тубулиновых субъединиц. Рост видимо, может начаться лишь при наличии матрицы; есть основания полагать, что роль таких матриц играют какие-то очень мелкие кольцевые структуры, которые были выделены из клеток и которые, как выяснилось, состоят из тубулиновых субъединиц. В интактных клетках ту же функцию выполняют центриоли, поэтому их иногда называют центрами организации микротрубочек (ЦОМ). Центриоли состоят из коротких микротрубочек.

Микротрубочки принимают участие в различных внутриклеточных процессах; некоторые мы здесь упомянем.

Центриоли и деление ядра

Центриоли это мелкие полые цилиндры (длиной 0,3–0,5 мкм и около 0,2 мкм в диаметре), встречающиеся в виде парных структур почти во всех животных клетках. Каждая центриоль построена из девяти триплетов микротрубочек. В начале деления ядра центриоли удваиваются и две новые пары центриолей расходятся к полюсам веретена — структуры, по экватору которой выстраиваются перед своим расхождением хромосомы. Само веретено состоит из микротрубочек («нитей веретена»), при сборке которых центриоли играют роль центров организации. Микротрубочки регулируют расхождение хроматид или хромосом. Осуществляется это за счет скольжения микротрубочек (гл. 23). В клетках высших растений центриоли отсутствуют, хотя веретено в них при делении ядра образуется. Возможно, что в этих клетках имеются какие-то очень мелкие центры организации микротрубочек, не выявляемые даже при помощи электронного микроскопа.

Базальные тельца, реснички и жгутики

Реснички и жгутики идентичны по своему строению, но жгутики длиннее ресничек. Обе эти органеллы представляют собой выросты клеток. Движутся они либо однонаправленно (биение ресничек), либо волнообразно (движения жгутиков). Служат реснички и жгутики как для передвижения отдельных клеток, так и для того, чтобы перегонять жидкость вдоль поверхности клеток (так перегоняют реснички слизь в дыхательных путях). В основании каждой реснички и жгутика всегда обнаруживается **базальное тельце**. По своему строению базальные тельца идентичны центриолям и можно думать, что они образуются путем удвоения центриолей. Вероятно, они также действуют как центры организации микротрубочек, потому что ресничкам и жгутикам тоже свойственно характерное расположение микротрубочек («9 + 2»; гл. 18).

В ресничках и жгутиках движение осуществляется за счет скольжения микротрубочек. Более подробно эти процессы описаны в гл. 18. Отметим, что жгутики бактерий устроены проще, чем жгутики эукариот, и базальные тельца у них отсутствуют.

Внутриклеточный транспорт

Микротрубочки участвуют также в перемещении различных клеточных органелл, например в перемещении пузырьков Гольджи к формирующейся клеточной пластинке (рис. 5.30). В клетке идет непрерывный транспорт: перемещаются пузырьки Гольджи, направляются к аппарату Гольджи пузырьки, отпочковывающиеся от ЭР, движутся лизосомы, митохондрии и другие орга-

неллы. Все это движение приостанавливается, если повреждена система микротрубочек.

Цитоскелет

Микротрубочки выполняют в клетках еще и структурную роль: эти длинные, трубчатые, достаточно жесткие структуры образуют опорную систему клетки, являясь частью **цитоскелета**. Они способствуют определению формы клеток в процессе дифференцировки и поддержанию формы дифференцированных клеток; нередко они располагаются в зоне, непосредственно примыкающей к плазматической мембране (рис. 5.10 и 5.11). Животные клетки, в которых система микротрубочек повреждена, принимают сферическую форму. В растительных клетках расположение микротрубочек точно соответствует расположению целлюлозных волокон, отлагающихся при построении клеточной стенки; таким образом микротрубочки косвенно определяют форму клетки.

5.10.8. Микроворсинки

Микроворсинками называют пальцевидные выросты плазматической мембраны некоторых животных клеток (рис. 5.10 и 5.12). Иногда микроворсинки увеличивают площадь поверхности клетки в 25 раз, поэтому они особенно многочисленны на поверхности клеток всасывающего типа, а именно в эпителии тонкого кишечника и извитых канальцев нефронов. Это увеличение площади всасывающей поверхности способствует и лучшему перевариванию пищи в кишечнике, потому что некоторые пищеварительные ферменты находятся на поверхности клеток и связаны с ней (разд. 8.3.8).

Бахрома микроворсинок на эпителиальных клетках хорошо видна в световом микроскопе; это так называемая **щеточная каемка** эпителия.

В каждой микроворсинке содержатся пучки актиновых и миозиновых нитей. Актин и миозин — это белки мышц, участвующие в мышечном сокращении. В основании микроворсинок актиновые и миозиновые нити, связываясь с нитями соседних микроворсинок, образуют сложную сеть. Вся эта система в целом поддерживает микроворсинки в расправленном состоянии и позволяет им сохранять свою форму, обеспечивая в то же время и скольжение актиновых нитей вдоль миозиновых (наподобие того, как это происходит при мышечном сокращении).

5.10.9. Митохондрии

Митохондрии содержатся во всех аэробных эукариотических клетках. Об их структуре и функции дает некоторое представление рис. 5.12. Главную функцию митохондрий составляет аэробное дыхание, поэтому они подробно описаны в разд. 9.3.

5.10.10. Клеточные стенки

Растительные клетки, подобно клеткам прокариот и грибов, заключены в сравнительно жесткую клеточную стенку, материал для построения которой секретирует сама находящаяся в ней живая клетка (протопласт). По своему химическому составу клеточные стенки растений отличаются от клеточных стенок прокариот и грибов (табл. 2.2). Клеточная стенка, отлагающаяся во время деления клеток растения, называется **первичной клеточной стенкой**. Позже в результате утолщения она может превратиться во **вторичную клеточную стенку**. На рис. 5.30 воспроизведена электронная микрофотография, на которой можно видеть одну из ранних стадий этого процесса.

Строение клеточной стенки

Первичная клеточная стенка состоит из целлюлозных фибрилл, погруженных в матрикс, в состав которого входят другие полисахариды. Целлюлоза тоже представляет собой полисахарид (ее химическое строение описано в разд. 3.2.3.). Она обладает высокой прочностью на разрыв, сравнимой с прочностью стали. Матрикс состоит из полисахаридов, которые для удобства описания делят обычно на **пектины** и **гемицеллюлозы**. Пектины — это кислые полисахариды с относительно высокой растворимостью. **Срединная пластинка**, скрепляющая стенки соседних клеток, состоит из клейких студнеобразных пектатов (солей пектина) магния и кальция.

Гемицеллюлозы — это смешанная группа полисахаридов, растворимых в щелочах. У гемицеллюлоз, как и у целлюлозы, молекулы имеют форму цепи, однако их цепи короче, менее упорядочены и сильнее разветвлены.

Клеточные стенки гидратированы: 60–70% их массы обычно составляет вода. По свободно-



Рис. 5.35. Электронная микрофотография, на которой видны целлюлозные волокна в отдельных слоях клеточной стенки зеленой морской водоросли Chaetomorpha melagonium. Толщина целлюлозных микрофибрилл составляет 20 нм. Для получения контрастного изображения произведено напыление сплавом платины с золотом.

му пространству клеточной стенки вода перемещается беспрепятственно.

У некоторых клеток, например у клеток мезофилла листа, на всем протяжении их жизни имеется только первичная клеточная стенка. Однако у большинства клеток на внутреннюю поверхность первичной клеточной стенки (снаружи от плазматической мембраны) отлагаются дополнительные слои целлюлозы, т. е. возникает вторичная клеточная стенка. В любом слое вторичного утолщения целлюлозные волокна располагаются под одним и тем же углом, но в разных слоях этот угол различен, чем и обеспечивается еще большая прочность структуры. Такое расположение целлюлозных волокон показано на рис. 5.35.

Некоторые клетки, такие, как трахеальные элементы ксилемы и клетки склеренхимы, претерпевают интенсивную **лигнификацию (одревеснение)**. При этом все слои целлюлозы пропитываются лигнином — сложным полимерным веществом, не относящимся к полисахаридам. Клетки протоксилемы лигнифицируются лишь частично. В других случаях лигнификация бывает сплошной, если не считать так называемых поровых полей, т. е. тех участков в первичной клеточной стенке, через которые осуществляется контакт между соседними клетками при помощи группы плазмодесм (разд. 6.1.3 и рис. 6.8). Лигнин скрепляет целлюлозные волокна и удерживает их на месте. Он действует как очень твердый и жесткий матрикс, усиливающий прочность клеточных стенок на растяжение и в особенности на сжатие (предотвращает прогибы). Это главный опорный материал дерева. Он также предохраняет клетки от повреждения под действием физических и химических факторов. Вместе с целлюлозой, остающейся в клеточных стенках, лигнин придает древесине те особые свойства, которые делают ее незаменимым строительным материалом.

Дополнение 5А. Композиционные материалы

Материалы с высокой механической прочностью состоящие, подобно клеточным стенкам более чем из одного компонента, называются композиционными материалами или композитами. Прочность таких материалов обычно выше, чем у каждого из компонентов в отдельности. Системы из матрицы, армированной волокнами, используются весьма широко, поэтому изучение их свойств составляет важный раздел как в новейшей технике, так и в биологии. Матрица композита передает приложенную к ней нагрузку волокнам, обладающим высокой прочностью на растяжение. Она же повышает сопротивление сжатию и срезывающему усилию. Примером композита может служить такой известный строительный материал, как железобетон, в котором роль матрицы играет бетон, а роль упрочнителя — стальная арматура. Из более современных и более легких структурных материалов можно назвать, например, стеклопластики и углепластики, в которых пластиковая матрица армирована соответственно стеклянными или углеродными волокнами. К жестким композиционным материалам биологического происхождения относятся древесина, кость, хрящ и материал экзоскелета членистоногих, а к гибким — некоторые типы соединительной ткани и кожа.

Функции клеточной стенки

Ниже перечислены основные функции клеточных стенок растений.

1. Клеточные стенки обеспечивают отдельным клеткам и растению в целом механическую прочность и опору. В некоторых тканях прочность усиливается благодаря интенсивной лигнификации (небольшое количество лигнина присутствует во всех клеточных стенках). Особо важную роль играет лигнификация клеточных стенок у древесных и кустарниковых пород.
2. Относительная жесткость клеточных стенок и сопротивление растяжению обусловливают тургесцентность клеток, когда в них осмотическим путем поступает вода. Это усиливает опорную функцию во всех растениях и служит единственным источником опоры для травянистых растений и для таких органов, как листья, т. е. там, где отсутствует вторичный рост. Клеточные стенки также предохраняют клетки от разрыва в гипотонической среде.
3. Ориентация целлюлозных микрофибрилл ограничивает и в известной мере регулирует как рост, так и форму клеток, поскольку от расположения этих микрофибрилл зависит способность клеток к растяжению. Если, например, микрофибриллы располагаются поперек клетки, опоясывая ее как бы обручами, то клетка, в которую путем осмоса поступает вода, будет растягиваться в продольном направлении.
4. Система связанных друг с другом клеточных стенок **(апопласт)** служит главным путем, по которому передвигаются вода и растворенные в ней питательные вещества (гл. 13). Клеточные стенки скреплены между собой с помощью срединных пластинок. В стенках имеются небольшие поры, сквозь которые проходят цитоплазматические тяжи, называемые **плазмодесмами**. Плазмодесмы связывают живое содержимое отдельных клеток, т. е. объединяют все протопласты в единую систему, в так называемый **симпласт** (гл. 13).
5. Наружные клеточные стенки эпидермальных клеток покрываются особой пленкой — кутикулой, состоящей из воскообразного вещества кутина, что снижает потери воды и уменьшает риск проникновения в растение болезнетворных организмов. В пробковой ткани клеточные стенки по завершении вторичного роста пропитываются суберином, выполняющим сходную функцию.
6. Клеточные стенки сосудов ксилемы и ситовидных трубок флоэмы приспособлены для дальнего транспорта веществ по растению. Этот вопрос рассматривается в гл. 6 и 13.
7. Стенки клеток эндодермы корня пропитаны суберином и поэтому служат барьером на пути движения воды (гл. 13).
8. У некоторых клеток их видоизмененные стенки хранят запасы питательных веществ; таким способом, например, запасаются гемицеллюлозы в некоторых семенах.
9. У передаточных клеток площадь поверхности клеточных стенок увеличена и соответственно увеличена площадь поверхности плазматической мембраны, что повышает эффективность переноса веществ путем активного транспорта (гл. 13).

5.10.11. Плазмодесмы

Плазмодесмы — это живые связи, соединяющие соседние клетки растения через очень мелкие поры в смежных клеточных стенках (рис. 5.13). Плазматические мембраны соседних клеток переходят непосредственно одна в другую, выстилая поры. Через просвет каждой поры переходит из клетки в клетку и агранулярный эндоплазматический ретикулум. Такая система упрощает связи и координацию между отдельными растительными клетками, поскольку ионам и молекулам не приходится преодолевать на своем пути плазматическую мембрану. Их передвижение, однако, регулируется. Вирусы способны использовать поры в клеточных стенках и могут переходить из клетки в клетку по плазмодесмам.

Плазмодесмы играют также роль при формировании пор в ситовидных пластинках флоэмы.

5.10.12. Вакуоли

Вакуоль представляет собой наполненный жидкостью мембранный мешок, стенка которого состоит из одинарной мембраны. В животных

клетках содержатся относительно небольшие вакуоли: фагоцитозные, пищеварительные, автофагические и сократительные. Иная картина наблюдается в растительных клетках, особенно в зрелой паренхиме. Здесь клетки содержат одну большую центральную вакуоль, окруженную мембраной, которая носит название **тонопласта** (рис. 5.11). Жидкость, заполняющая центральную вакуоль, называется **клеточным соком**. Это концентрированный раствор, содержащий минеральные соли, сахара, органические кислоты, кислород, диоксид углерода, пигменты и некоторые отходы жизнедеятельности или «вторичные» продукты метаболизма. Ниже перечислены функции, выполняемые вакуолями.

1. Вода обычно поступает в концентрированный клеточный сок путем осмоса, через избирательно проницаемый тонопласт. В результате в клетке развивается тургорное давление и цитоплазма прижимается к клеточной стенке. Осмотическое поглощение воды играет важную роль при растяжении клеток во время роста, а также в общем водном режиме растения.
2. Иногда в вакуолях содержатся растворимые пигменты. В эту группу входят **антоцианины**, имеющие красную, синюю или пурпурную окраску, и некоторые родственные соединения, окрашенные в желтый или кремовый цвет. Именно эти пигменты главным образом и определяют окраску цветков (например, у роз, фиалок и георгин), а также окраску плодов, почек и листьев. У листьев они обусловливают различные оттенки осенней окраски, которая зависит также от фотосинтетических пигментов, содержащихся в хлоропластах. Окраска играет роль в привлечении насекомых, птиц и некоторых других животных, участвующих в опылении растений и в распространении семян.
3. У растений в вакуолях иногда содержатся гидролитические ферменты и тогда вакуоли функционируют как лизосомы. После гибели клетки тонопласт, как и все другие мембраны, теряет свою избирательную проницаемость, и ферменты высвобождаются из вакуолей, вызывая автолиз.
4. В вакуолях растения могут накапливаться конечные и некоторые вторичные продукты метаболизма. Из конечных продуктов иногда обнаруживаются, например, кристаллы оксалата кальция. Вторичные продукты, в частности алкалоиды и таннины, выполняют, возможно, защитную функцию, предотвращая поедание таких растений травоядными животными. Может накапливаться в вакуолях и латекс — млечный сок растений, такой, например, как у одуванчика. В млечном соке бразильской гевеи содержатся соединения, из которых синтезируют каучук, а в млечном соке мака снотворного — такие алкалоиды, как морфин, из которого получают героин.
5. Некоторые растворимые компоненты клеточного сока, например сахароза и минеральные соли, играют роль запасных питательных веществ, при необходимости используемых цитоплазмой.

5.10.13. Хлоропласты

Хлоропласты — это пластиды, содержащие хлорофилл и каротиноиды и осуществляющие фотосинтез. Они находятся главным образом в листьях. Описание их дано в разд. 7.4.1.

5.11. Использование ручной лупы и микроскопа

5.11.1. Ручная лупа

Ручная лупа представляет собой вставленную в оправу двояковыпуклую линзу. Лупа может быть небольшой (карманная лупа) или намного большего размера, как, например, лупа, используемая при анатомировании (лупа на штативе). Ручную лупу надо держать близко к глазу, а объект приближать к лупе до тех пор, пока не будет получено четкое увеличенное изображение. Если исследуемый объект зарисовывают, необходимо вычислить, во сколько раз он увеличен на рисунке.

$$\text{Увеличение рисунка} = \frac{\text{Линейный размер рисунка}}{\text{Линейный размер объекта}}$$

Например: $\frac{6}{2} = 3$

Это можно записать как $\times 3$.

5.11.2. Световой микроскоп

В **микроскопе** для получения увеличенного изображения очень мелких объектов используется увеличительная способность двух выпуклых линз.

Увеличение

Увеличение объекта под микроскопом происходит с помощью линзы окуляра и линзы объектива (табл. 5.4.).

Таблица 5.4. Увеличение микроскопа

Линза объектива	*Линза окуляра*	*Увеличение объекта*
×10	×6	×60
×40	×6	×240
×10	×10	×100
×40	×10	×400

Части микроскопа

На рис. 5.36 изображен микроскоп с указанием деталей его строения. Микроскоп — дорогой прибор, поэтому необходимо обращаться с ним осторожно и не пренебрегать следующими правилами:

1) храните микроскоп в ящике (или под колпаком), чтобы предохранить его от пыли;
2) вынимайте микроскоп из ящика, держа его одной рукой за штатив, а другой поддерживая основание; ставьте на место мягко, избегая резких толчков;
3) линзы должны быть чистыми, для этого их необходимо протирать кусочком ткани (см. ниже).

Уход за линзами и стеклами

Грязь (пыль, песчинки, жир и т. п.) — одна из главных проблем при работе с микроскопом, поэтому за чистотой линз и стекол приходится все время следить. Их можно протереть до работы,

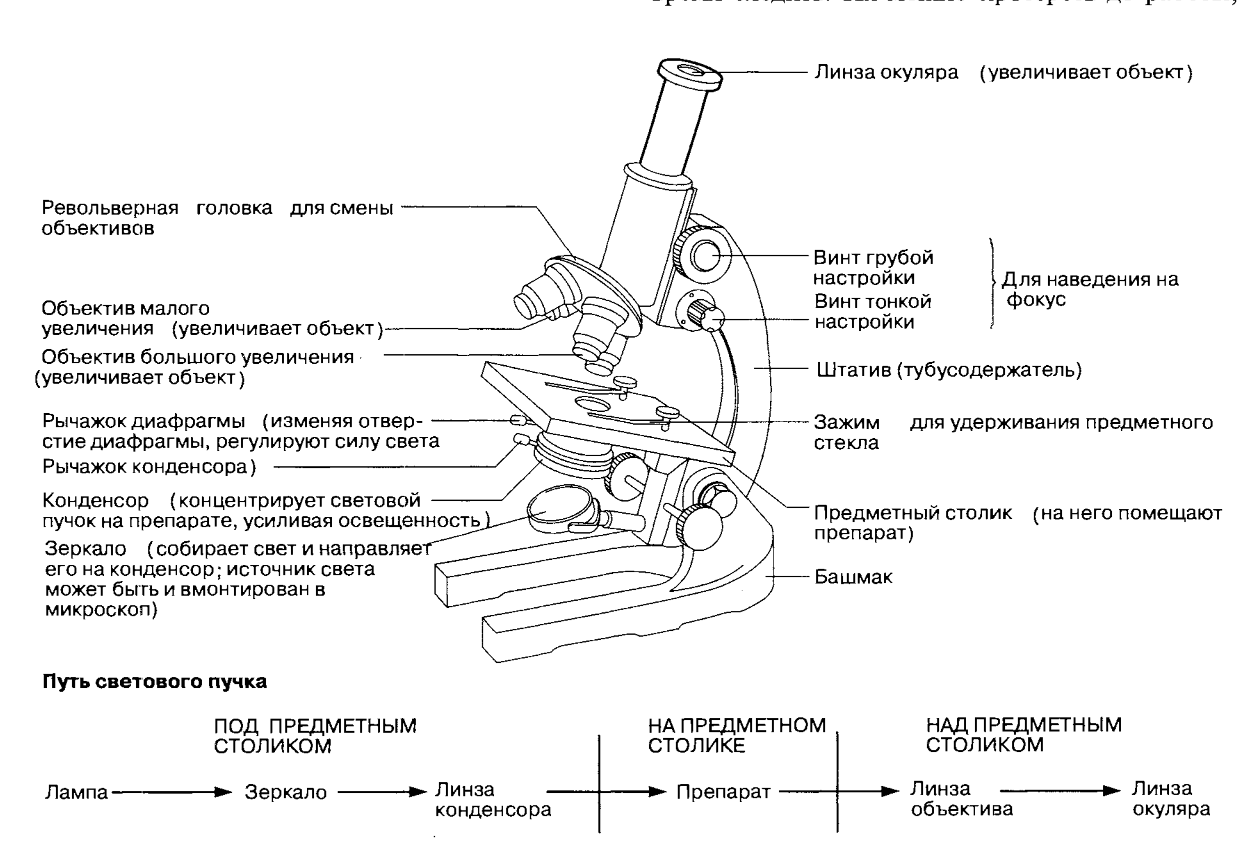


Рис. 5.36. Световой микроскоп.

но если вы при работе заметили грязь, то попытайтесь устранить ее источник. Попробуйте, например, глядя в микроскоп, подвигать предметное стекло или повращать линзу окуляра. Если в обоих случаях грязное пятно останется на прежнем месте, значит грязь попала на линзу объектива или на зеркало, или на ту сторону линзы конденсора, которая обращена к источнику света.

Сперва попробуйте сдуть соринки, а затем, если грязь осталась, смахните ее кисточкой или кусочком ткани. Подышав на стекло или на линзу, чтобы увлажнить поверхность, протрите ее кусочком ткани насухо. (Для протирания линз следует использовать особую ткань, без малейших следов древесных волокон, так как они могут поцарапать линзу. Обычные ткани для этого не годятся. Подойдет, например, кусочек детской пеленки.)

Если потребуется, линзу окуляра для протирания можно снять, а линзы объектива отвинтить. После протирания линз их необходимо сразу же вернуть на место, чтобы в микроскоп не попала пыль.

Соблюдайте следующие правила:

1) держите предметное стекло с находящимся на нем препаратом за края и не трогайте пальцами покровное стекло;
2) никогда не касайтесь пальцами линз;
3) содержите в чистоте предметный столик.
4) прикрывайте микроскоп и предметные стекла в то время, когда вы ими не пользуетесь.

Настройка микроскопа для работы при малом увеличении.

1. Поставьте микроскоп на стол и сядьте в удобной позе. Расположите здесь же на столе все, что вам потребуется для работы. Исследуемый объект на предметном столике микроскопа должен быть освещен. Для этого пользуются специальным осветителем, светом от окна или от настольной лампы. В двух последних случаях используют вогнутую поверхность находящегося под предметным столиком зеркала. С помощью зеркала свет направляют через отверстие в предметном столике. Если имеется подходящий конденсор, то для направления света через него используют плоскую поверхность зеркала. Поле зрения должно быть освещено равномерно.
2. С помощью винта грубой настройки поднимите вверх тубус микроскопа и поворачивайте револьверную головку до тех пор, пока объектив с малым увеличением (×10 или 16 мм) не попадет в паз тубуса (при этом раздастся щелчок). Увеличительная способность линзы обычно бывает указана на ее оправе.
3. Положите препарат, который вы собираетесь рассматривать, так, чтобы прикрытый покровным стеклом исследуемый материал находился над серединой отверстия в предметном столике и свет проходил сквозь него.
4. Глядя на предметный столик и препарат *сбоку*, опускайте тубус с помощью винта грубой настройки до тех пор, пока объектив с малым увеличением не окажется примерно в 5 мм от препарата.
5. Глядя в микроскоп, медленно приподнимайте тубус с помощью винта грубой настройки до тех пор, пока объект не попадет в фокус.
6. **Всегда** фокусируйте микроскоп, перемещая тубус **вверх**, а **не вниз**. В противном случае легко (пропустив момент, когда изображение будет в фокусе) повредить препарат.
7. Держите открытыми оба глаза и смотрите ими по очереди.

Затрудняет рассматривание препарата обычно либо то, что в фокусе оказывается пыль или грязь на поверхности покровного стекла, либо неверное положение линзы объектива (слишком далеко от препарата).

Перемещение препарата

Заметьте, в каком направлении смещается препарат, если передвигать предметное стекло *влево* и *вправо*, *к себе* и *от себя*. Это поможет вам локализовать определенные точки на препарате или следить за движущимся объектом. Калиброванный предметный столик обеспечивает повторное нахождение интересующей вас точки на препарате.

Настройка микроскопа для работы при большом увеличении

1. При работе с объективом большого увеличения для создания достаточного освеще-

ния необходим искусственный свет. Для этого используют настольную лампу или специальный осветитель для микроскопа с матовой лампочкой. При работе с лампой накаливания необходимо между ней и микроскопом поместить лист бумаги. Поверните зеркало плоской поверхностью вверх так, чтобы свет, отражаясь, попадал в микроскоп.

2. Сфокусируйте конденсор, не убирая препарата с предметного столика. Поднимите конденсор (рис. 5.36) так, чтобы расстояние между ним и предметным столиком было не более 5 мм. Глядя в микроскоп, поворачивайте винт грубой настройки до тех пор, пока объект не попадет в фокус. Теперь наводите фокус конденсора до тех пор, пока изображение лампы не наложится точно на препарат. Поместите конденсор несколько вне фокуса так, чтобы изображение лампы исчезло. Теперь освещение должно быть оптимальным. В конденсор вмонтирована **диафрагма**. Ею регулируют величину отверстия, через которое проходит свет. Это отверстие должно быть открыто как можно шире. Таким образом достигается максимальная четкость изображения.
3. Поворачивайте револьверную головку до тех пор, пока объектив большого увеличения (×40 или 4 мм) не попадет в паз. Если на малом увеличении фокус уже был установлен, то при повороте револьверной головки объектив большого увеличения автоматически установится приблизительно в фокусе. Фокусирование всегда производите движением объектива вверх с помощью винта тонкой настройки.
4. Если при движении объектива с линзами большого увеличения фокус не устанавливается, сделайте следующее: глядя на предметный столик сбоку, опускайте тубус микроскопа до тех пор, пока линза почти не коснется препарата. Следите за отражением линзы объектива на препарате и добивайтесь того, чтобы линза почти коснулась своего изображения.
5. Глядя в микроскоп и поворачивая винт тонкой настройки, медленно поднимайте объектив до тех пор, пока изображение не попадет в фокус.

Масляная иммерсия

Для того чтобы получить более сильное увеличение, чем при работе с обычным объективом большого увеличения (×400), необходимо использовать масляно-иммерсионную линзу. Способность линзы собирать свет в значительной степени усиливается, если между линзой объектива и покровным стеклом поместить жидкость. Жидкость должна иметь тот же коэффициент преломления, что и сама линза. Поэтому в качестве жидкости обычно используют кедровое масло.

1. Положите препарат на предметный столик и сфокусируйте изображение так же, как при работе с обычным большим увеличением. Вместо объектива с линзой большого увеличения установите объектив с масляно-иммерсионной линзой.
2. Капните каплю кедрового масла на покровное стекло непосредственно над исследуемым объектом.
3. Снова сфокусируйте изображение теперь уже под малым увеличением, затем поворотом револьверной головки установите объектив с масляно-иммерсионной линзой так, чтобы его кончик касался капли масла.
4. Глядя в микроскоп, очень осторожно сфокусируйте линзу с помощью винта тонкой настройки. Помните, что фокусная плоскость линзы находится всего в 1 мм от поверхности покровного стекла.
5. Кончив работу, сотрите с линзы масло мягкой тряпочкой.

Измерение микроскопических объектов (микрометрия)

Совершенно очевидна необходимость уметь определять точные размеры структур, изучаемых с помощью микроскопа. Измерение микроскопических объектов называется **микрометрией**. Для этого существуют специальные шкалы, или микрометры. Одну такую шкалу **(окулярмикрометр)** вставляют в окуляр, а другую **(объектмикрометр)** помещают на предметный столик (рис. 5.37). Обе шкалы равномерные, причем абсолютное значение одного деления известно только для объектмикрометра.

Рис. 5.37. *А. Окулярмикрометр. Б. Типичная шкала объектмикрометра. Общая длина — 1 мм.*

Обращайтесь с микрометрами осторожно, следите, чтобы на них не осталось отпечатков пальцев. Держите их только за края, чтобы случайно не поцарапать.

Прежде чем измерять с помощью окулярмикрометра какой-нибудь объект, нужно установить цену деления окулярмикрометра при каждом из увеличений. Иными словами, нужно откалибровать окулярмикрометр. Для этого на предметный столик помещают вместо препарата объектмикрометр и отсчитывают, сколько его делений приходится на известное число делений окулярмикрометра при данном увеличении. Порядок действий следующий:

1. Отвинтите верхнюю линзу окуляра и вставьте в окуляр микрометр, следя за тем, чтобы шкала была обращена кверху. Микрометр будет при этом лежать горизонтально, опираясь на выступ внутри окуляра. Верните линзу на место.
2. На предметный столик поместите объектмикрометр. Свет должен проходить через шкалу (она должна быть хорошо видна в микроскоп).
3. Поворотом револьверной головки поставьте на место объектив малого увеличения и медленно поднимайте его винтом грубой настройки до тех пор, пока шкала не попадет в фокус.
4. Вращая линзу окуляра, установите шкалу окулярмикрометра параллельно шкале объектмикрометра, а затем передвиньте последнюю так, чтобы показания обеих шкал можно было сопоставлять.
5. Определите возможно более точно, сколько делений объектмикрометра приходится на известное число делений окулярмикрометра. (Чем больше делений вы возьмете, тем большей будет точность.).
6. Цена деления объектмикрометра может быть 0,1 или 0,01 мм (эта величина на нем указана). Зная ее, вы можете рассчитать абсолютное значение одного деления окулярмикрометра для данного увеличения.
7. Повторите ту же процедуру для других линз объектива, с которыми вы намерены работать (а, если необходимо, то и для любых других линз окуляра). Калибровка каждого окулярмикрометра всегда рассчитана только на данный набор линз и данный микроскоп.
8. Уберите с предметного столика объектмикрометр и поставьте на его место препарат. Теперь вы можете измерить любую часть препарата в делениях шкалы окулярмикрометра. Поворачивая линзу окуляра, устанавливайте шкалу окулярмикрометра параллельно той части препарата, которую вы собираетесь измерить.

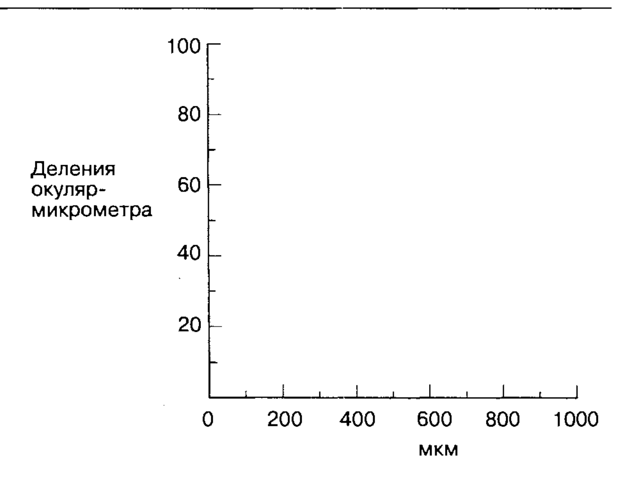


Рис. 5.38. График для перевода делений окулярмикрометра в микрометры.

Легче переводить деления окулярмикрометра в абсолютные величины с помощью графика. При этом по оси ординат откладывают число делений окулярмикрометра, например 100, а по оси абсцисс — размеры в миллиметрах (рис. 5.38). Найдите для каждого увеличения две точки, соответствующие 1 и 100 делениям окулярмикрометра, и соедините их прямой. Постройте в одних и тех же координатах такие графики для каждого увеличения, используя подходящие шкалы для оси абсцисс. Теперь вы можете определить величину в миллиметрах для любого числа делений окулярмикрометра при любом увеличении. Такие графики всегда удобно хранить под рукой вместе с микроскопом.

5.12. Микроскопические методы

5.12.1. Подготовка материала для работы с микроскопом

Биологические объекты можно исследовать как живыми, так и фиксированными. В последнем

случае для более тщательного изучения материал можно разделить на части и обработать различными красителями, чтобы выявить и идентифицировать те или иные структуры. Из исследуемого объекта можно приготовить временные или постоянные препараты.

5.12.2. Постоянные препараты

Фиксация

Фиксация — это сохранение материала в состоянии, близком к естественному. Для этого необходимо быстро умертвить ткани, что лучше всего достигается с небольшими кусочками живого материала. Используемое для этого вещество называется **фиксатором**. Быстрой фиксацией достигается сохранение изначальной структуры объекта, причем ткани уплотняются настолько, что с них можно готовить тонкие срезы.

Обезвоживание

Обезвоживание проводится при подготовке материала к заливке или для заключения его в соответствующую среду (см. ниже), которая не смешивается с водой. Воду необходимо удалить также потому, что иначе препарат будет со временем разрушен бактериями. Для того чтобы сохранить ультраструктуру, обезвоживание надо проводить постепенно, обрабатывая материал рядом водных растворов этанола или пропанона (ацетона) со все возрастающей концентрацией, и закончить обработку «абсолютным» (безводным) этанолом или пропаноном.

Просветление

Некоторые из общеупотребительных сред для заливки и заключения не смешиваются со спиртом. Поэтому его надо постепенно замещать средой **(просветляющим веществом)**, с которой заливочная среда смешивается, например ксилолом. Это приводит также к тому, что материал становится прозрачным.

Заливка

Для того чтобы с помощью микротома получить очень тонкий срез, необходимо, чтобы материал был залит в соответствующую опорную среду. При приготовлении препаратов для световой микроскопии объекты заливают в парафин, которому затем дают остыть. Для электронной микроскопии приходится использовать более твердые вещества (пластмассы или смолы), поскольку здесь необходимы особо тонкие срезы, а значит, и опора должна быть более плотной.

Изготовление срезов

Как правило, толщина кусочков материала слишком велика, чтобы сквозь них могло пройти достаточное для исследования под микроскопом количество света. Обычно приходится срезать очень тонкий слой исследуемого материала, т. е. готовить **срезы**. Срезы можно делать бритвой или на микротоме. Вручную срезы готовятся с помощью остро отточенной бритвы. Для работы на обычном микроскопе срезы должны быть толщиной 8–12 мкм. Ткань закрепляют между двумя кусочками сердцевины бузины. Бритву смачивают жидкостью, в которой хранилась ткань; срез делают через бузину и ткань, причем бритву держат горизонтально и двигают ее к себе медленным скользящим движением, направленным чуть вкось. Быстро сделав несколько срезов, следует выбрать из них самый тонкий, содержащий характерные участки ткани.

Срез с ткани, залитой в ту или иную среду, можно сделать на **микротоме**. Для светового микроскопа срезы толщиной в несколько микрометров можно сделать с залитой в парафин ткани с помощью специального стального ножа. На **ультратоме** изготавливают чрезвычайно тонкие срезы (20–100 нм) для электронного микроскопа. В этом случае необходим алмазный или стеклянный нож.

Срезы для светового микроскопа можно приготовить, не заливая материал в среду; для этого используют **замораживающий микротом**. В процессе приготовления замороженного среза образец сохраняется в замороженном и, следовательно, в твердом состоянии.

Окрашивание

Как правило, биологические структуры на препаратах прозрачны, поэтому для получения контраста между ними приходится прибегать к различным средствам. Самым распространенным является окрашивание. Некоторые красители, используемые в световой микроскопии, перечислены в табл. 5.5.

Таблица 5.5. Красители, применяемые для окрашивания растительных и животных тканей

Краситель	*Окончательный цвет*	*Окрашиваемый материал*
Постоянные красители		
Анилиновый синий в лактофеноле	Синий	Гифы грибов и споры
Борный кармин	Розовый	Ядра; особенно для крупных препаратов животного материала, например колонии *Obelia*
Гематоксилин	Синий	Ядра; главным образом для срезов животных тканей в сочетании с эозином, окрашивающим цитоплазму; также для мазков
Краситель Лейшмана	Красно-розовый Синий	Клетки крови Ядра лейкоцитов
Краситель Фёльгена	Красный или пурпурный	ДНК; особенно хорошо выявляет хромосомы во время клеточного деления
Метиленовый синий	Синий	Ядра (раствор 0,125% метиленового синего в 0,75% NaCl годен как прижизненный краситель)
Сафранин	Красный	Ядра; лигнин и суберин у растений; используется в основном для срезов растительных тканей в сочетании со светлым зеленым для окрашивания цитоплазмы
Эозин	Розовый Красный	Цитоплазма (см. гематоксилин) Целлюлоза
Светлый зеленый или прочный зеленый	Зеленый	Цитоплазма и целлюлоза (см. сафранин)
Временные красители		
Анилина гидрохлорид или анилина сульфат	Желтый	Лигнин
Раствор йода	Сине-черный	Крахмал
Раствор Шульца (хлор-цинк-йод)	Желтый Синий Синий или фиолетовый	Лигнин, кутин, суберин, белок Крахмал Целлюлоза
Флороглюцинол + конц. HCl	Красный	Лигнин

Определенные красители в низких концентрациях не токсичны для живых тканей и поэтому могут применяться для окрашивания живого материала. Их называют **прижизненными (витальными)** красителями. К ним относятся, например, метиленовый синий и нейтральный красный.

При окрашивании парафиновых срезов парафин удаляют с помощью растворителя, а срез перед окрашиванием частично обводняют.

Заключение

Полностью окрашенные срезы заключают на предметном стекле в специальную среду, например в канадский бальзам или эупарол; она не пропускает воздух, так что срез может сохраняться в ней неограниченно долго. Заключенный в среду срез накрывают покровным стеклом.

Последовательность описанных выше действий типична, когда речь идет о приготовлении

Таблица 5.6. Различия в подготовке материалов для светового и электронного микроскопов

Обработка	*Для светового микроскопа*	*Для электронного микроскопа*
Фиксация	Как для электронного микроскопа или, например, 99 частей этанола + 1 часть ледяной уксусной кислоты или 70%-ный этанол (но в этом случае происходит сморщивание и повреждение тонких структур)	Часто используется глутаральдегид или смесь глутаральдегида и осмиевой кислоты (OsO_4). OsO_4 также окрашивает липиды и, следовательно, мембраны в черный цвет. Маленькие кусочки материала фиксируются быстрее и в них лучше сохраняются тонкие структуры
Обезвоживание	Ряд растворов этанола или пропанона в возрастающей концентрации	
Заливка	Парафин	Смола (например, аралдит, эпон) или пластмасса
Приготовление срезов	Стальной нож	Только алмазный и стеклянный ножи являются достаточно острыми, чтобы сделать ультратонкие срезы
	Используется микротом Срезы толщиной в несколько микрометров	Используется ультратом Срезы толщиной 20–100 нм
Окрашивание	Цветные красители (отражают видимый свет)	Тяжелые металлы, например соединения осмия, урана, свинца (отражают электроны)

тонких срезов для постоянных препаратов. Однако часто в порядок действий вносят два следующих изменения:

а) если срез сырого материала готовят вручную, то сначала делают срез, а потом его фиксируют;

б) окрашивать можно после фиксации или же в процессе обезвоживания на какой-либо его стадии. Например, красителем, растворенным в 50%-ном этаноле, можно окрасить срез после его обезвоживания в 50%-ном этаноле.

Описанная процедура приготовления препаратов в основном сходна как для светового, так и для электронного микроскопов, хотя существуют некоторые различия в деталях (они перечислены в табл. 5.6).

5.12.3. Временные препараты

Временные препараты для светового микроскопа в отличие от постоянных можно сделать сравнительно быстро. Они пригодны для проведения быстрых предварительных исследований. Материал для этого фиксируют, окрашивают и заключают в ту или иную среду. Срезы можно приготовить до фиксации или мацерации (древесину, например, мацерируют). Срез свежего материала можно сделать вручную с помощью бритвы непосредственно в 70%-ном этаноле, который служит фиксатором. Для окрашивания и заключения можно использовать ряд временных красителей; некоторые из них, пригодные для окрашивания растительного материала, приведены в табл. 5.5. Каждый срез следует поместить на чистое предметное стекло (предварительно протертое спиртом) и капнуть на него несколько капель красителя. При окрашивании флороглюцинолом добавляют также одну каплю концентрированной соляной кислоты. Затем

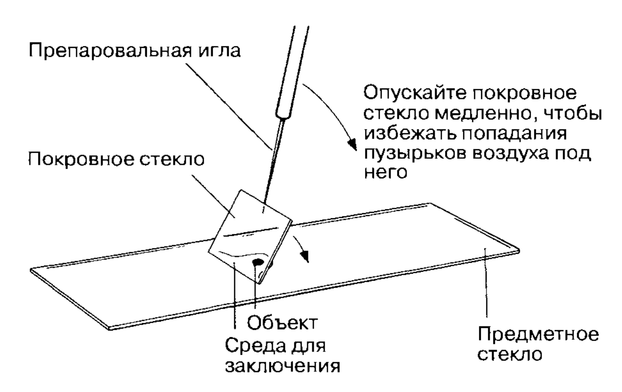


Рис. 5.39. Заключение препарата и наложение покровного стекла на предметное.

препарат накрывают тонким покровным стеклом, чтобы предотвратить попадание воздуха и пыли и предохранить от загрязнения объектив большого увеличения (рис. 5.39). Если образец начнет подсыхать или если заранее известно, что потребуется длительное изучение (более 10 мин), то после окрашивания препарат следует заключить в глицерол.

5.13. Рисунки в биологии

Цель

1. Документировать результаты работы для использования в дальнейшем.
2. Дополнить визуальное наблюдение и дать возможность рассмотреть исследуемый объект более полно и точно.
3. Способствовать запоминанию, зарисовывая то, что вы видите.

Правила

1. Необходимо использовать бумагу для рисования соответствующей толщины и качества. С нее должны хорошо стираться карандашные линии.
2. Карандаши должны быть острыми, твердости НВ, не цветными.
3. Рисунок должен быть:

а) достаточно крупным — чем больше элементов составляют исследуемый объект, тем крупнее должен быть рисунок; он должен, как правило, занимать более половины листа;

б) тщательно выполненным — должны соблюдаться соотношения различных частей объекта. Если объект имеет несколько сходных частей, необходимо точно вырисовывать их мелкие детали;

в) нарисован тонкими и отчетливыми линиями — каждую линию необходимо продумать и затем нарисовать без отрыва карандаша от бумаги; не штриховать и не раскрашивать;

г) надписи должны быть по возможности полными, идущие от них линии не должны пересекаться; оставляйте вокруг рисунка место для надписей (желательно располагать их вертикально). К надписям могут быть сделаны примечания по поводу, например, интенсивности или оттенка окраски, усыхания ткани, каких-либо необычных или, наоборот, характерных особенностей образца.

4. При необходимости следует делать два рисунка: а) схематичный рисунок, показывающий основные черты, и б) только детали мелких частей. Например, при малом увеличении нарисовать план поперечного сечения растения, на котором будут видны только различные ткани, но не отдельные клетки, и при большом увеличении — детальное строение клеток (крупно нарисованную часть рисунка обводят на плане клином или квадратом).
5. Рисовать следует только то, что вы действительно видите, а не то, что вам кажется вы должны видеть, и, конечно же, не копировать рисунок из книги.
6. Каждый рисунок должен иметь название, указание об увеличении и о проекции образца (например, ПС, ПрС и т. д.) и объяснительную записку. Все это следует помещать в определенном месте, например в правом верхнем углу страницы. Если возможно, должен быть указан также масштаб.
7. Идущие от надписей линии (их следует проводить по линейке) должны заканчиваться точно у той структуры, к которой относится надпись, причем надписями должны быть снабжены все структуры, которые могут представлять интерес.

Опыт 5.1. Окрашивание крахмала в растительных тканях

Разбавленный раствор йода в йодистом калии (I_2/KI) можно использовать для окрашивания крахмала в тканях в темно-синий цвет. Крахмал — это углевод, запасаемый обычно в растительных клетках в виде мелких зерен. Крахмальные зерна легко наблюдать, если провести по предметному стеклу разрезанным клубнем картофеля, а затем окрасить мазок раствором I_2/KI. Помимо крахмала раствор I_2/KI окрашивает также лигнифицированные ткани (такие, как ксилема и склеренхима) в ярко-желтый цвет, а нелигнифицированные — в бледно-желтый. Ядра в клетках выглядят при этом более яркими, чем цитоплазма.

Материалы и оборудование

Микроскоп и источник света
Окулярмикрометр и объектмикрометр
Чистые стекла, предметное и покровное
Тонкая кисточка для переноса срезов
Ткань для протирки линз
Обыкновенная бумага
Игла с ручкой
Пипетка для красителя (если бутылочка с красителем не снабжена капельницей)
Фильтровальная бумага
Раствор йода в йодистом калии
5%-ный раствор глицерола в бутылочке с капельницей
Срез органа какого-нибудь растения, например стебля яснотки белой *(Lamium album)*

Приготовление раствора I_2/KI

Растворить около 1 г йода и 2 г йодистого калия в 300 мл воды. Если нужен более концентрированный раствор, можно взять меньше воды. (Следует соблюдать предосторожности, обычные при работе с йодом.) Тонкие свежие срезы можно приготовить с помощью бритвы, зажав стебель между двумя кусочками сердцевины бузины. Делать их следует в 70%-ном спирте.

Методика

1. Перенесите кисточкой предназначенный для изучения срез на предметное стекло и поместите его в центр стекла.
2. Добавьте две капли раствора I_2/KI и одну каплю 5%-ного глицерола (чтобы замедлить испарение и не дать образцу слишком быстро подсохнуть).
3. Накройте срез покровным стеклом, как показано на рис. 5.39.
4. Внимательно изучите срез под микроскопом. Особо отметьте распределение темноокрашенных крахмальных зерен. В препарате могут обнаружиться воздушные пузырьки с темным контуром, явно пустые. На них не следует обращать внимания.
5. Зарисуйте план поперечного сечения стебля яснотки белой при малом увеличении. Главная цель — точно обвести контуром площадь, занимаемую каждой тканью. При этом полезно учесть, что:

а) у яснотки белой в каждом углу ее ребристого стебля имеется особая опорная ткань — **колленхима**.

б) размеры сосудистых пучков варьируют. Между сосудистыми пучками иногда закладываются дополнительные тяжи ксилемы и флоэмы и тогда вся эта проводящая ткань может в конечном счете образовать один сплошной цилиндр.

6. Снабдите нарисованный при малом увеличении план надписями и укажите линейное увеличение рисунка.
7. Отметьте, какие ткани содержат крахмал. Особенно много крахмальных зерен в так называемом **крахмалоносном влагалище**. Его следует зарисовать и снабдить надписью, а под рисунком, в примечании, описать, как *распределяются* в его клетках крахмальные зерна.
8. Проверьте утверждение, что средний размер клеток паренхимы в кожице стебля яснотки белой во внутренних ее слоях больше, чем в наружных.

Для этого проведите соответствующие измерения с помощью окулярмикрометра во внутренних и наружных участках кожицы. Подробно опишите использованный метод. Запишите полученные результаты в делениях окулярмикрометра. Переведите эти величины в микрометры, для чего откалибруйте свой окулярмикрометр.

Подтвердили ли ваши измерения утверждение, о котором идет речь?



ГИСТОЛОГИЯ

Гистологией называется наука, изучающая ткани. У всех многоклеточных организмов имеются группы клеток, сходных по строению и функциям, иначе говоря, ткани. **Ткань** можно определить как группу физически объединенных клеток и связанных с ними межклеточных веществ, специализированную для выполнения одной или нескольких функций. Клетки одной ткани имеют обычно и общее происхождение, т. е. развиваются из одной области зародыша. Специализация, или приспособленность каждой ткани для выполнения той или иной конкретной функции, повышает эффективность работы всего организма за счет эффекта от разделения труда.

Существуют — главным образом у животных — и более высокие уровни организации, нежели тот, который характерен для тканей. Различные ткани, объединяясь в функциональные единицы, образуют **органы**, например сердце или желудок. В организме животного органы входят в состав еще более крупных функциональных единиц, которые называются **системами**; в качестве примера таких систем можно назвать пищеварительную (поджелудочная железа, печень, желудок, двенадцатиперстная кишка и т. д.) или сердечно-сосудистую (сердце и кровеносные сосуды).

Все клетки данной ткани могут быть однотипны, например у растений из клеток одного типа могут быть построены паренхима, колленхима и пробка, а у животных — плоский эпителий. В качестве тканей, содержащих клетки разных типов, можно назвать у растений ксилему и флоэму, а у животных — некоторые виды соединительной ткани.

Изучение структуры и функции тканей основывается главным образом на световой микроскопии с использованием различных приемов фиксации материала, его окрашивания и приготовления срезов (см. соответствующие методики в разд. 5.11 и 5.12).

В этой главе мы займемся гистологией на уровне, доступном световому микроскопу. В некоторых случаях для большей ясности придется привлекать и данные, полученные с помощью электронного микроскопа. При выявлении зависимости между структурой и функцией ткани важно помнить о трехмерности клеточных компонентов и об их связях друг с другом. Информация такого рода собирается «по кусочкам», путем изучения тонких срезов ткани, большей частью поперечных и продольных. Ни те, ни другие в отдельности не способны дать все необходимые сведения, но в сочетании они часто позволяют получить интересующую нас картину. Некоторые клетки, например сосуды и трахеиды ксилемы, удается наблюдать в целом виде, предварительно подвергнув растительные ткани мацерации; при этом мягкие ткани разрушаются, а более прочные, пропитанные лигнином гистологические элементы ксилемы — сосуды, трахеиды и древесинные волокна[1] — остаются.

[1] Данные о строении некоторых растительных тканей можно найти в разных разделах книги. В частности, строение флоэмы более подробно описано в гл. 13, где рассматривается связь между строением этой ткани и ее транспортной функцией. Развитие растительных тканей из меристематических клеток обсуждается в гл. 22 вместе с такими вопросами, как вторичный рост и строение древесины (вторичной ксилемы) и луба.

Таблица 6.1. Основные характеристики, функции и распределение растительных тканей[1]

Ткань	*Основные функции*	*Мертвая или живая*	*Материал клеточных стенок*	*Форма клеток*	*Распределение*
Паренхима	Выполняющая ткань. Опора в травянистых растениях. Метаболически активна. Система воздухоносных межклетников обеспечивает газообмен. Хранение запасных продуктов. Транспорт веществ по клеткам или через клеточные стенки	Живая	Целлюлоза, пектины и гемицеллюлозы	Обычно изодиаметрическая, иногда вытянутая	Кора, сердцевина, сердцевинные лучи; в ксилеме и флоэме — древесинная и лубяная паренхима
Модифицированная паренхима					
а) Эпидермис	Защита от высыхания и от проникновения болезнетворных организмов. Волоски и железы могут нести дополнительные функции	Живая	Целлюлоза, пектины и гемицеллюлозы, пленка кутина, покрывающая клеточную стенку	Вытянутая и уплощенная	Покрывает первичное тело растения одним слоем
б) Мезофилл	Фотосинтез (содержит хлоропласты). Запасание крахмала	Живая	Целлюлоза, пектины и гемицеллюлозы	Изодиаметрическая, неправильная или столбчатая в зависимости от местоположения	Между верхним и нижним эпидермисом листьев
в) Эндодерма	Избирательно проницаемый барьер на пути движения воды и минеральных солей (между корой и ксилемой) в корне. Крахмалоносное влагалище, возможно играющее роль в геотропической реакции стеблей	Живая	Целлюлоза, пектины и гемицеллюлозы, отложения суберина	Такая же, как у клеток эпидермиса	Окружает проводящую ткань (эндодерма — самый внутренний слой коры)
г) Перицикл	В корнях сохраняет меристематическую активность, образуя боковые корни и принимая участие во вторичном росте (там, где последний имеет место)	Живая	Целлюлоза, пектины и гемицеллюлозы	Такая же, как у паренхимных клеток	В корнях между центральной проводящей тканью и эндодермой

Примечание: В стебле перицикл имеет иное строение и состоит из склеренхимы

Таблица 6.1. Продолжение

Ткань	*Основные функции*	*Мертвая или живая*	*Материал клеточных стенок*	*Форма клеток*	*Распределение*
Колленхима	Опора (механическая функция)	Живая	Целлюлоза, пектины и гемицеллюлозы	Вытянутая и многоугольная; клетки к концам сужаются	Наружная часть коры, например вдоль стебля по ребрам или в средних жилках листьев
Склеренхима *а)* Волокна	Опора (чисто механическая)	Мертвые	В основном лигнин. Содержатся также целлюлоза, пектины и гемицеллюлозы	Вытянутая и многоугольная; суженные концы клеток соединены	Наружная часть коры, перицикл стеблей, ксилема и флоэма
б) Склереиды	Опора или механическая защита	Мертвые	Тот же, что и у волокон	Приблизительно изодиаметрическая, хотя возможны варианты	Кора, сердцевина, флоэма, плоды (в околоплодниках и косточках), семенные оболочки
Ксилема	Смесь живых и мертвых клеток. В ксилеме содержатся также волокна и паренхима, ранее уже описанные				
Трахеиды и сосуды	Передвижение воды и минеральных солей. Опора	Мертвые	Тот же, что и у волокон	Вытянутая и трубчатая	Проводящая система
Флоэма	Смесь живых и мертвых клеток. Во флоэме содержатся также волокна и склереиды, ранее уже описанные				
а) Ситовидные трубки	Перемещение органических веществ	Живые	Целлюлоза, пектины и гемицеллюлозы	Вытянутая и трубчатая	Проводящая система
б) Клетки-спутницы	Функционируют совместно с ситовидными трубками	Живые	Целлюлоза, пектины и гемицеллюлозы	Вытянутая, клетки узкие	Проводящая система

[1] Ткани, для которых характерен вторичный рост, т. е. древесина и луб, описаны в гл. 22.

Растительные ткани можно разделить на две группы:

1. Состоящие из клеток одного типа
   — паренхима разд. 6.1.1
   — колленхима разд. 6.1.2
   — склеренхима разд. 6.1.3
2. Состоящие из клеток нескольких типов
   — ксилема разд. 6.2.1
   — флоэма разд. 6.2.2

Ткани животных можно разделить на четыре группы:

1. Эпителиальная разд. 6.3
2. Соединительная, в том числе рыхлая (ареолярная), волокнистая (фиброзная), жировая, хрящевая и костная разд. 6.4
3. Мышечная разд. 6.5
4. Нервная разд. 6.6

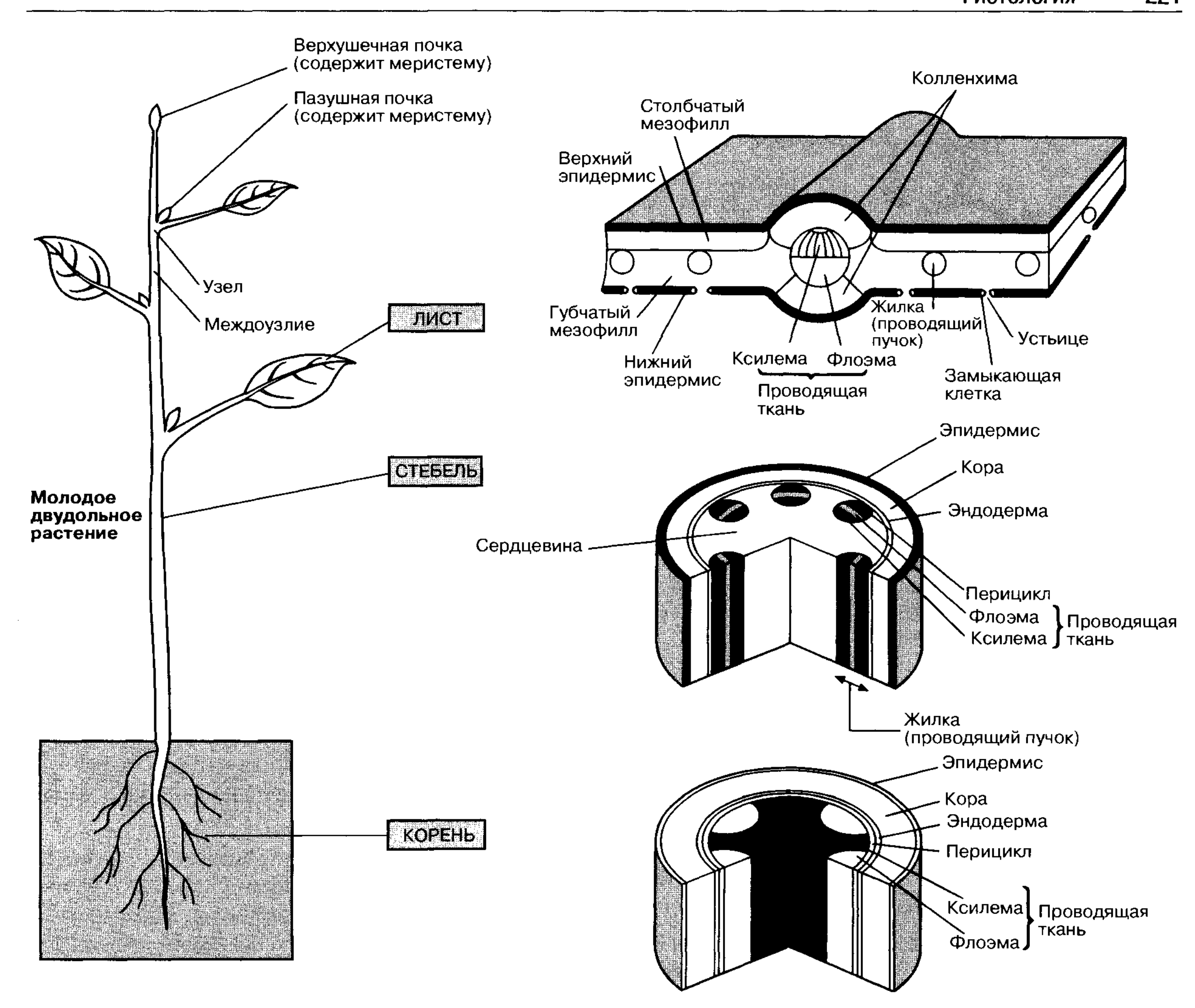


Рис. 6.1. Первичная структура листа, стебля и корня молодого двудольного растения.

В табл. 6.1. приведена краткая характеристика некоторых растительных тканей, а также указаны их функции и распределение в растениях. Рис. 6.1. поможет читателю представить себе, в каких частях растения эти ткани находятся.

6.1. Простые растительные ткани (ткани, состоящие из клеток одного типа)

6.1.1. Паренхима

Строение

Строение паренхимы представлено на рис. 6.2. Паренхимные клетки имеют по большей части округлую (изодиаметрическую) форму, но могут быть и вытянутыми.

Функции и распределение

1. Паренхиму называют **выполняющей тканью**, поскольку ее неспециализированные клетки заполняют пространство между более специализированными тканями, как это можно видеть, например, в сердцевине стебля или в наружной коре стебля и корня (рис. 6.1.). Клетки этой ткани составляют основную массу молодого растения.
2. Важную роль играют осмотические свойства паренхимных клеток, потому что в

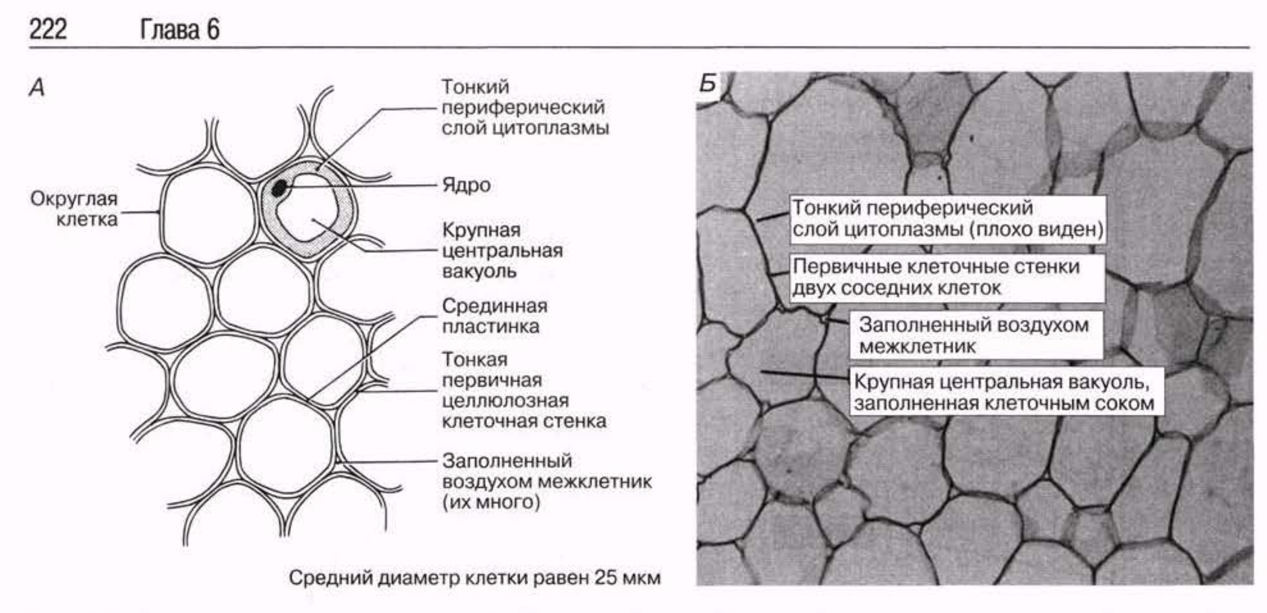


Рис. 6.2. *Строение паренхимных клеток. А. Поперечный срез. Клетки обычно изодиаметрические (округлые), но могут быть и вытянутыми. Б. Поперечный срез сердцевины стебля Helianthus. Сердцевина — это выполняющая и опорная ткань, находящаяся в центре стебля двудольных.*

тургесцентном состоянии эти клетки оказываются плотно упакованными и, следовательно, обеспечивают **опору** тем органам, в которых они находятся. Это особенно важно для стеблей травянистых растений, где подобная опора является, по существу, единственной. В засушливые периоды клетки таких растений теряют воду и растения завядают.

3. Неспециализированные в структурном отношении клетки паренхимы тем не менее метаболически активны: многие важные для растительного организма процессы протекают именно в них.

4. Через систему заполненных воздухом межклетников идет газообмен между живыми клетками и внешней средой, с которой связывают эту систему устьица (особые поры листа) или чечевички (специализированные щели в стеблях древесных пород). По этим межклетникам к живым клеткам поступают кислород для дыхания и диоксид углерода для фотосинтеза. Особенно развита система воздухоносных межклетников в губчатой паренхиме.

5. Паренхимные клетки часто служат хранилищем питательных веществ, главным образом в запасающих органах, например в клубнях картофеля, где в амилопластах этих клеток хранится крахмал. Редкий случай отложения запасов в утолщенных стенках паренхимных клеток известен у финиковой пальмы: здесь таким образом в эндосперме семян откладываются в запас гемицеллюлозы.

6. Стенки паренхимных клеток — важный путь, по которому перемещаются в растении вода и минеральные соли (часть «апопластного пути», который будет описан в гл. 13). Вещества могут перемещаться также и по плазмодесмам, связывающим соседние клетки.

7. В некоторых частях растения паренхимные клетки, видоизменяясь, становятся более специализированными. Мы перечислим здесь некоторые из тканей, которые могут рассматриваться как модифицированная паренхима.

ЭПИДЕРМИС. Эпидермисом называют тонкую покровную ткань, состоящую из одного слоя клеток (см. рис. 6.1.); он покрывает целиком все первичное тело растения. Основная функция эпидермиса — защита растения от высыхания и от проникновения болезнетворных организмов. Во время вторичного роста эпидермис может разрываться и замещаться слоем пробки (гл. 22). Типичное строение клеток эпидермиса показано на рис. 6.3.

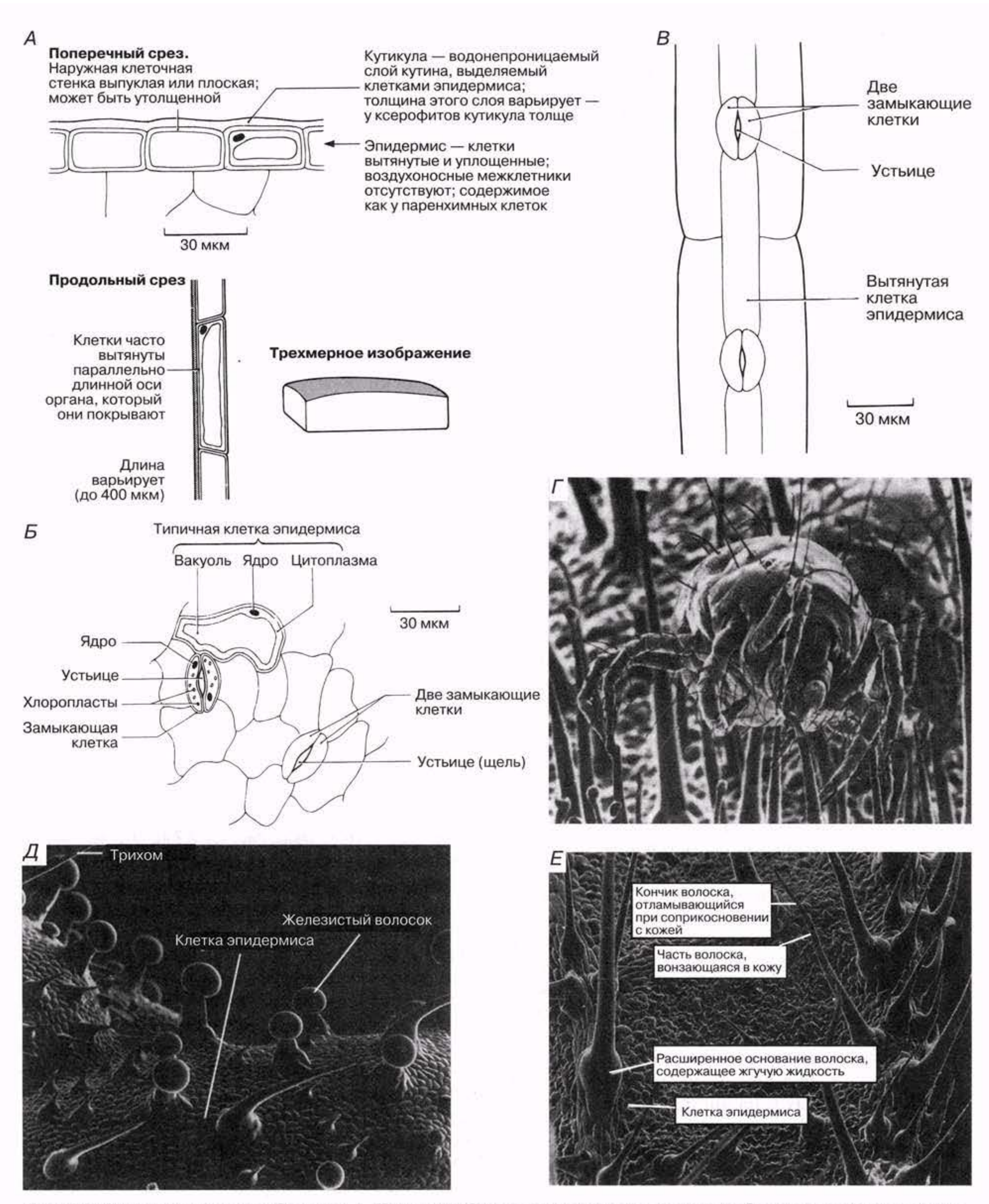


Рис. 6.3. *Строение клеток эпидермиса. А. Клетки эпидермиса в поперечном разрезе, продольном разрезе и трехмерном изображении. Б. Эпидермис листа двудольного растения (вид сверху). В. Эпидермис листа однодольного растения (вид сверху). Г. Паутинный клещик, пойманный и убитый железистыми волосками листа картофеля. В некоторых железистых волосках картофеля обнаружен фермент, способный переваривать вещества животного происхождения, что позволяет рассматривать картофель как насекомоядное растение. Возможно, что такой же способностью обладают и многие другие растения, которые не принято считать насекомоядными. Д. Молодой лист конопли посевной (Cannabis sativa) с железистыми волосками и трихомами. Е. Поверхность листа крапивы двудомной (Urtica dioica).*

Клетки эпидермиса выделяют воскообразное вещество, называемое **кутином**. Кутин часто пропитывает стенки клеток эпидермиса и образует на ее внешней поверхности различной толщины пленку — **кутикулу**. Это снижает потери воды (ограничивает транспирацию) и служит дополнительной защитой от патогенов (болезнетворных организмов).

Рассматривая поверхность листьев в световом микроскопе, можно заметить, что у двудольных клетки эпидермиса имеют неправильную форму и извилистые стенки (рис. 6.3., *Б*), тогда как у однодольных форма их более правильная, приближающаяся к прямоугольной (рис. 6.3., *В*). На определенных расстояниях друг от друга на поверхности листа рассеяны особые, специализированные клетки эпидермиса, так называемые **замыкающие клетки**. Они всегда располагаются парами — две клетки рядом, и между ними видно отверстие; это так называемое **устьице** (рис. 6.1. и рис. 6.3., *Б* и *В*). Замыкающие клетки имеют характерную форму, отличную от других клеток эпидермиса. Кроме того, это единственные клетки эпидермиса, в которых есть хлоропласты; все прочие клетки эпидермиса бесцветны. Размеры устьичного отверстия (устьичной щели) зависят от тургесцентности замыкающих клеток (подробнее об этом см. в гл. 13). Устьица обеспечивают газообмен при фотосинтезе и дыхании, поэтому их больше всего в эпидермисе листьев, хотя они встречаются также и на стебле. Через устьица выходят из растения наружу и пары воды, что составляет часть общего процесса, называемого транспирацией.

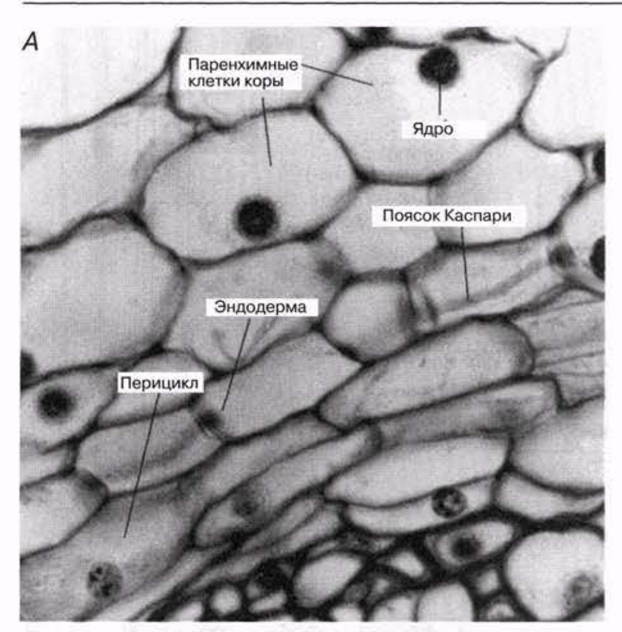
Некоторые клетки эпидермиса имеют выросты в виде тонких волосков. Эти волоски могут быть одноклеточными или многоклеточными и выполняют разнообразные функции. На корнях, в зоне, расположенной непосредственно за кончиком корня, вырастают одноклеточные волоски, увеличивающие площадь поверхности, через которую идет поглощение воды и минеральных солей. У подмаренника цепкого (*Galium aparine*) на стеблях и на листьях имеются загнутые волоски в виде крючочков (шипики), которые помогают растению цепляться за опору и не дают соскальзывать с нее.

Часто волоски выполняют еще и различные защитные функции. Вместе с кутикулой они способствуют снижению потерь воды, удерживая у самой поверхности растений слой влажного воздуха и отражая солнечный свет. Некоторые волоски, в основном у ксерофитов (растений, приспособленных к обитанию в засушливых условиях), обладают способностью всасывать воду. Механической защитой растению могут служить короткие колючие волоски. Жгучие волоски крапивы двудомной (*Urtica dioica*) имеют жесткую клеточную стенку и заканчиваются хрупким кончиком. Стоит животному задеть такой волосок, как его кончик отламывается и зазубренный острый конец пронзает кожу. Через него в ранку изливается содержимое пузыревидного основания клетки, содержащее жгучие вещества. Иногда волоски образуют своего рода барьер вокруг нектарника цветка. Этот барьер не допускает к цветку ползающих насекомых и тем самым способствует перекрестному опылению, которое осуществляется более крупными летающими насекомыми.

В эпидермисе встречаются и железистые клетки, по форме иногда напоминающие волоски. Они могут выделять клейкое вещество, которое служит растению для улавливания насекомых — прилипая к нему, насекомые гибнут. Это приспособление либо выполняет только защитные функции, либо, если эксудат содержит ферменты, позволяет растению переваривать и усваивать ткани насекомого. Такие растения могут рассматриваться как насекомоядные (рис. 6.3., *Г*). В некоторых случаях, например у листьев лаванды (*Lavendula*), от железистых волосков зависит и аромат растения.

МЕЗОФИЛЛ (СМ. ТАКЖЕ РИС. 7.3. И 7.4). Эта выполняющая ткань располагается между двумя слоями эпидермиса листа (рис. 6.1) и состоит из модифицированных паренхимных клеток, осуществляющих фотосинтез. Фотосинтетическую паренхиму иногда называют **хлоренхимой**. Цитоплазма клеток хлоренхимы содержит большое число хлоропластов, в которых и протекают реакции фотосинтеза. У двудольных растений мезофилл состоит из двух четко различающихся слоев: верхний слой составляет **палисадная паренхима**, клетки которой имеют столбчатую форму, а нижний — **губчатая паренхима** с клетками неправильной формы, содержащими меньше хлоропластов. Фотосинтез идет главным образом в палисадной паренхиме, а воздухоносные межклетники губчатой паренхимы обеспечивают интенсивный газообмен.

ЭНДОДЕРМА. Эндодермой называется слой клеток, окружающий проводящую ткань растения.



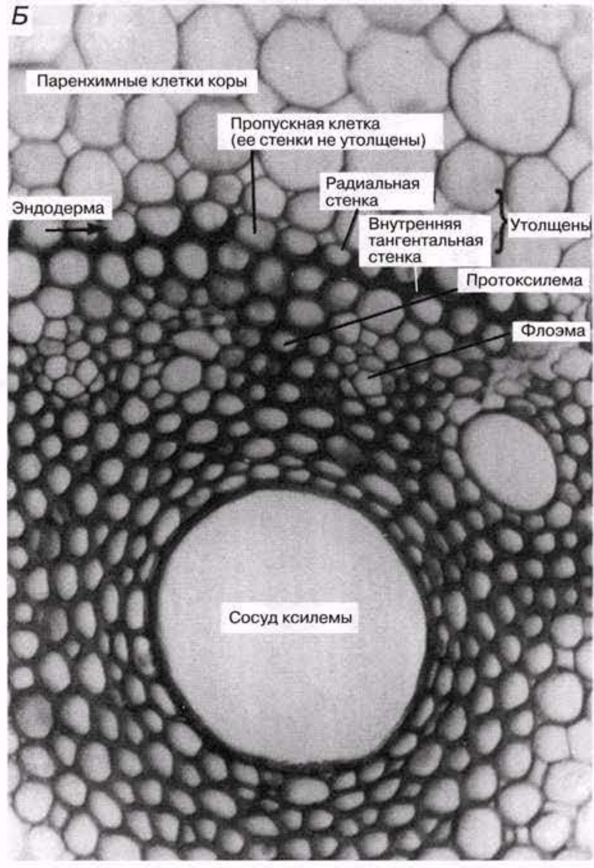


Рис. 6.4. Строение эндодермы корня. А. Поперечный срез. Видна молодая эндодерма с поясками Каспари. Б. Поперечный срез старого корня двудольного растения.

Его можно рассматривать как самый внутренний слой коры (рис. 6.1.).Обычно клетки эндодермы паренхимные, но они могут быть и модифицированы как в физиологическом, так и в структурном отношениях. В корнях, где эндодерма состоит из одного слоя клеток, она выражена более отчетливо, чем в стеблях, потому что в каждой такой клетке имеется **поясок Каспари** (рис. 6.4.) — опоясывающая клетку полоска суберина (вещества, близкого по своей природе к жирам). На более поздней стадии может происходить дальнейшее утолщение клеточной стенки. О структуре и функции эндодермы корня см. гл. 13.

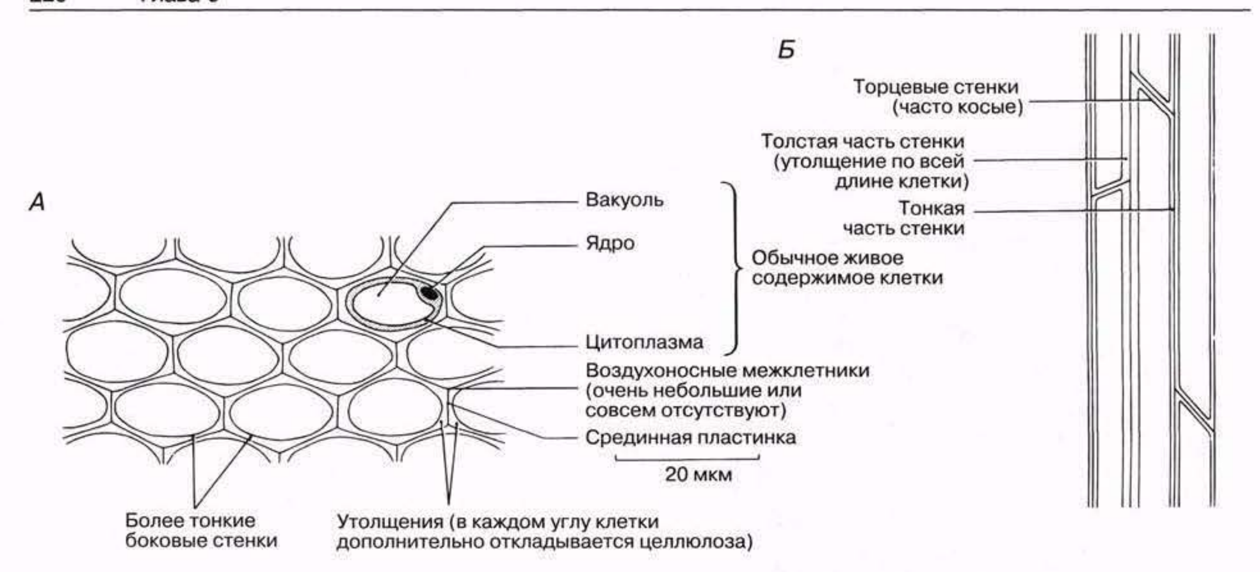
В стеблях двудольных проводящие пучки образуют кольцо, эндодерма же, состоящая из одного или нескольких слоев клеток, располагается снаружи от этого кольца, непосредственно примыкая к нему (рис. 6.1.). Нередко при этом эндодерма по своему виду не отличается от остальной коры, но иногда в ней накапливаются крахмальные зерна, и тогда она превращается в так называемое **крахмалоносное влагалище**, которое легко сделать видимым, окрасив препарат иодом. Эти крахмальные зерна могут под действием силы тяжести оседать в клетках, в силу чего эндодерма играет важную роль в геотропической реакции, так же, как и клетки корневого чехлика (гл. 16).

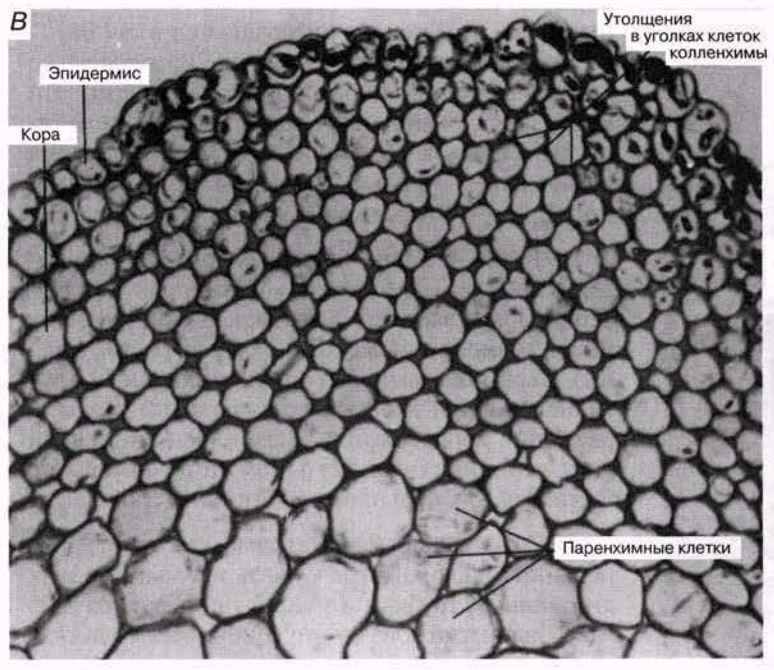
ПЕРИЦИКЛ. В корне между центральной проводящей тканью (центральным цилиндром) и эндодермой располагается **перицикл** — слой, состоящий из одного или нескольких рядов клеток (рис. 6.1). Перицикл сохраняет меристематическую активность: в нем закладываются боковые корни. У растений, корням которых свойствен вторичный рост, перицикл участвует в этом вторичном росте. В стеблях, как правило, аналогичного слоя нет.

КЛЕТКИ-СПУТНИЦЫ. Так называются специализированные паренхимные клетки, примыкающие к ситовидным трубкам и участвующие в их работе. Метаболически клетки-спутницы весьма активны; от обычных паренхимных клеток их отличают более плотная цитоплазма и более мелкие вакуоли. О происхождении, строении и функции клеток-спутниц мы будем говорить в разд. 6.2.2.

6.1.2. Колленхима

Колленхима, как и паренхима, состоит из живых клеток, но клетки эти модифицированы в соответствии с ее функцией, которая заключается в обеспечении телу растения **опоры** и **механической прочности**.





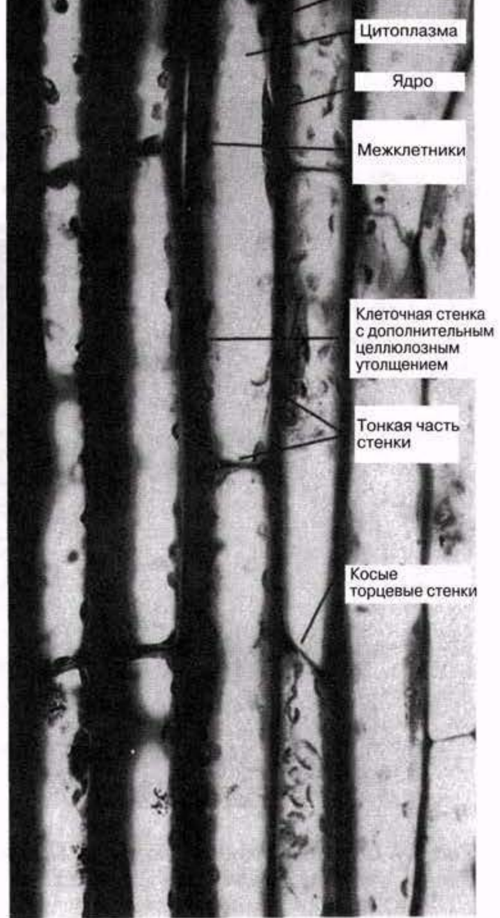


Рис. 6.5. Строение клеток колленхимы. А. Поперечный срез. Клетки имеют многоугольную форму. Б. Продольный срез. Клетки вытянуты (до 1 мм в длину) В. Поперечный срез. Колленхима из стебля Helianthus. Г. Продольный срез. Колленхима из стебля Helianthus.

Строение

Строение колленхимы представлено на рис. 6.5. Во многом колленхима напоминает паренхиму, но для нее характерно дополнительное отложение целлюлозы в уголках клеток. Это отложение происходит уже после формирования первичной клеточной стенки. Кроме того, клетки колленхимы вытягиваются параллельно длинной оси органа, в котором закладывается эта ткань.

Функции и распределение

Колленхима — **механическая ткань**, служащая опорой тем органам растения, в которых она находится. Особенно важную роль она играет в молодых растениях, у травянистых растений и в таких органах, как листья, где отсутствует вторичный рост. Во всех этих случаях колленхима обеспечивает органам растения существенную поддержку, дополняя в этом смысле эффект, создаваемый тургесцентной паренхимой. Колленхима — первая опорная (арматурная) ткань, закладывающаяся в первичном теле растения. Оставаясь живыми, клетки ее способны расти и растягиваться, так что они не мешают расти другим клеткам, которые находятся рядом с ними.

В стеблях и листовых черешках опорная функция колленхимы усиливается еще и благодаря тому, что эта ткань располагается у поверхности органа. Часто она залегает непосредственно под эпидермой, в наружной зоне коры, постепенно переходя в паренхиму к центральной части органа, т. е. образует в трех измерениях как бы полый цилиндр. В других случаях она может образовывать ребра, повышающие прочность органа, как, например, в мясистых черешках листьев сельдерея (*Apium graveolus*) или в ребристых стеблях таких растений, как яснотка (*Lamium*). В листьях двудольных колленхима окружает среднюю жилку и служит опорой проводящим пучкам (см. рис. 6.1).

6.1.3. Склеренхима

Единственная функция **склеренхимы** заключается в том, чтобы служить органам растения опорой и сообщать им механическую прочность. Распределение этой ткани в растении зависит от нагрузок, которым подвергаются отдельные органы. В отличие от клеток колленхимы зрелые клетки склеренхимы мертвы; они не способны вытягиваться, поэтому их созревание наступает лишь после того, как закончится вытягивание живых клеток, которые окружают склеренхиму.

Строение

Различают два типа клеток склеренхимы: **волокна**, имеющие вытянутую форму, и **склереиды**, или **каменистые клетки**, форма которых близка к сферической; стоит, однако, отметить, что как форма, так и размеры тех и других очень сильно варьируют. Строение волокон и склереид представлено соответственно на рис. 6.6 и 6.7. У клеток обоих типов клеточная стенка сильно утолщена отложениями **лигнина** — сложного вещества, повышающего ее твердость, а также прочность на сжатие и на разрыв. Высокая прочность на разрыв означает возможность значительного растяжения без разрыва, а высокая прочность на сжатие — достаточное сопротивление изгибу.

Лигнин откладывается на поверхности первичной целлюлозной клеточной стенки и в микроцеллюлярных пространствах. По мере утолщения клеточных стенок живое содержимое клеток утрачивается; зрелые клетки склеренхимы мертвы. В утолщенных клеточных стенках как волокон, так и склереид имеются **простые поры**. Так называются участки, в которых на поверхности первичной клеточной стенки лигнин не откладывается; в этом месте ее пронизывает группа **плазмодесм** (цитоплазматических тяжей, которые, проходя через мельчайшие отверстия в смежных клеточных стенках, связывают между собой соседние клетки). Каждая группа соответствует одной поре. Поры называются простыми, потому что каждая из них представляет собой простой канал постоянного диаметра. Схема на рис. 6.8 показывает, как образуются такие поры.

Функции и распределение волокон

Каждое волокно склеренхимы прочно само по себе благодаря своим лигнифицированным клеточным стенкам. Когда же в ткани они объединяются вместе в тяжи и слои, простирающиеся в продольном направлении на довольно значительное расстояние, их прочность увеличивается. Эта общая прочность увеличивается также благодаря тому, что концы клеток в ткани пере-

А

Лигнифицированная вторичная стенка; толщина варьирует
Пустой просвет; живое содержимое отсутствует
Простая пора
Воздухоносных межклетников нет
20 мкм

Б

Просвет
Простая пора; в мертвых зрелых клетках не функционирует
Перекрывающиеся заостренные концы волокон
50 мкм

В

Простая пора
100 мкм

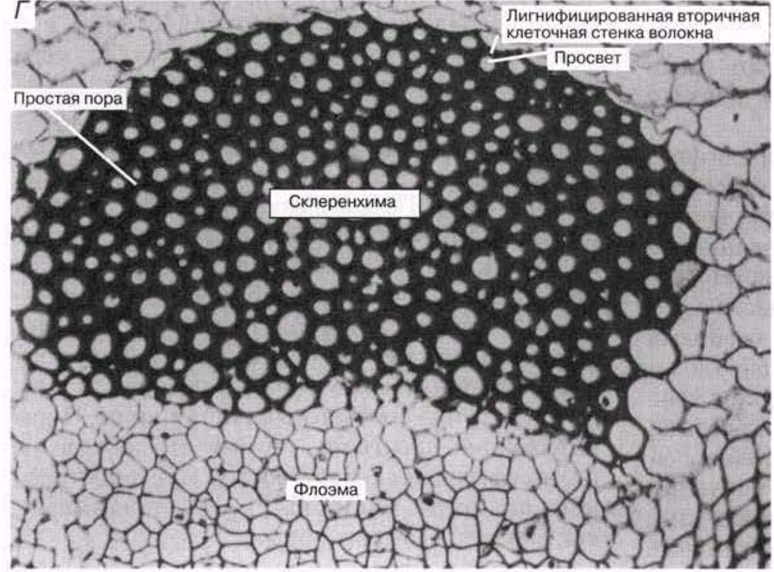




Рис. 6.6. *Строение волокон склеренхимы. А. Поперечный срез. Клетки имеют многоугольную форму. Б. Продольный срез. Клетки вытянуты (длина их сильно варьирует: обычно более 1 мм, а иногда достигает и 250 мм). В. Общий вид. Г. Склеренхима на поперечном срезе подсолнечника (Helianthus). Д. Склеренхима на продольном срезе стебля Helianthus.*

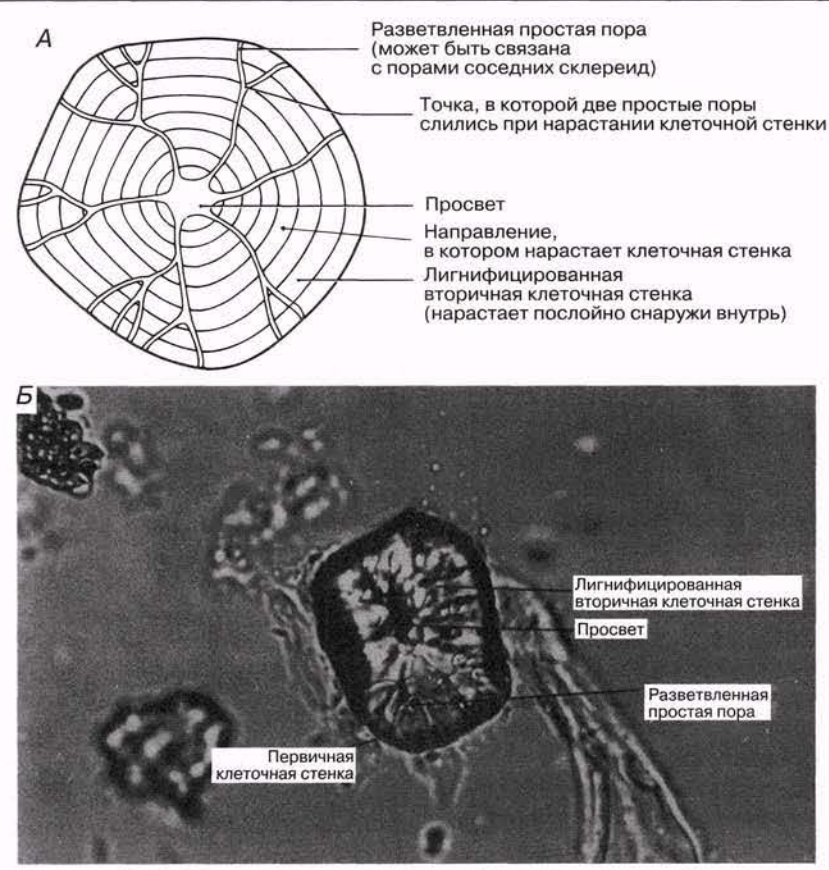


Рис. 6.7. Строение склереид. А. Поперечный или продольный срез; клетки изодиаметрические. Б. Каменистая клетка из мацерированной мякоти груши. ×400.

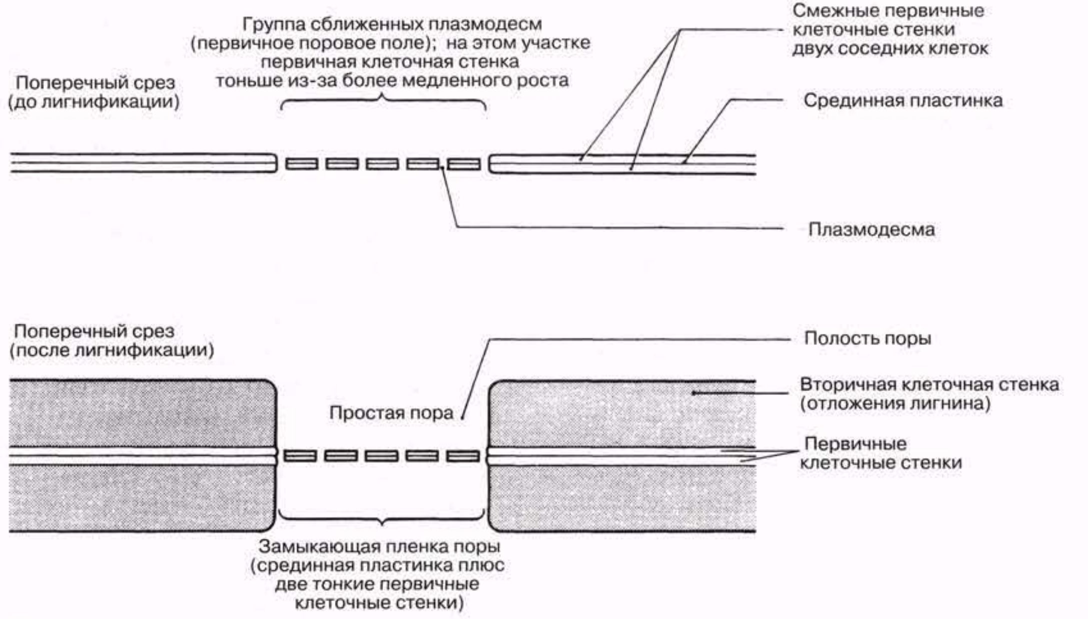


Рис. 6.8. Образование простых пор в волокнах и склереидах склеренхимы.

крываются, так что клетки сцеплены друг с другом.

Волокна обнаруживаются в перицикле стеблей, где они образуют тяжи, которые у двудольных примыкают к проводящим пучкам (см. рис. 6.1). Часто волокна располагаются в коре под эпидермисом стебля или корня отдельным слоем, так же, как и колленхима, т. е. образуют полый цилиндр, заключающий в себе остальную кору и проводящую ткань. Встречаются волокна — либо по отдельности, либо группами — также в ксилеме и флоэме (разд. 6.2).

Функции и распределение склереид

Поодиночке или группами склереиды рассеяны почти по всему телу растения, однако особенно много их в коре, сердцевине и флоэме, а также в плодах и семенах.

Склереиды придают прочность или жесткость тем структурам, в которых они находятся, причем свойства эти зависят как от числа склереид, так и от их расположения. В плодах груши, например, склереиды располагаются небольшими группами, чем и объясняется характерная консистенция этих плодов, создающая ощущение «зернистости». Иногда склереиды образуют очень упругие плотные слои, как, например, в скорлупе орехов или в деревянистом эндокарпии (косточке) косточковых пород. В семенах они обычно повышают жесткость тесты (семенной кожуры).

6.2. Растительные ткани, состоящие из клеток нескольких типов

В растении имеются два типа проводящей ткани — **ксилема** и **флоэма**, каждая из которых образована клетками нескольких типов (рис. 6.1). Вместе они формируют **проводящую ткань**, функции которой, связанные с передвижением веществ по растению, рассматриваются в гл. 13. По ксилеме движутся в основном вода и минеральные соли в восходящем направлении — от корней в другие части растения, а по флоэме — главным образом органические вещества, поступающие из листьев и перемещающиеся как вверх, так и вниз по растению. Количество ксилемы и флоэмы может увеличиваться за счет вторичного роста (гл. 22). Вторичную ксилему, разрастающуюся иногда очень сильно, называют **древесиной**.

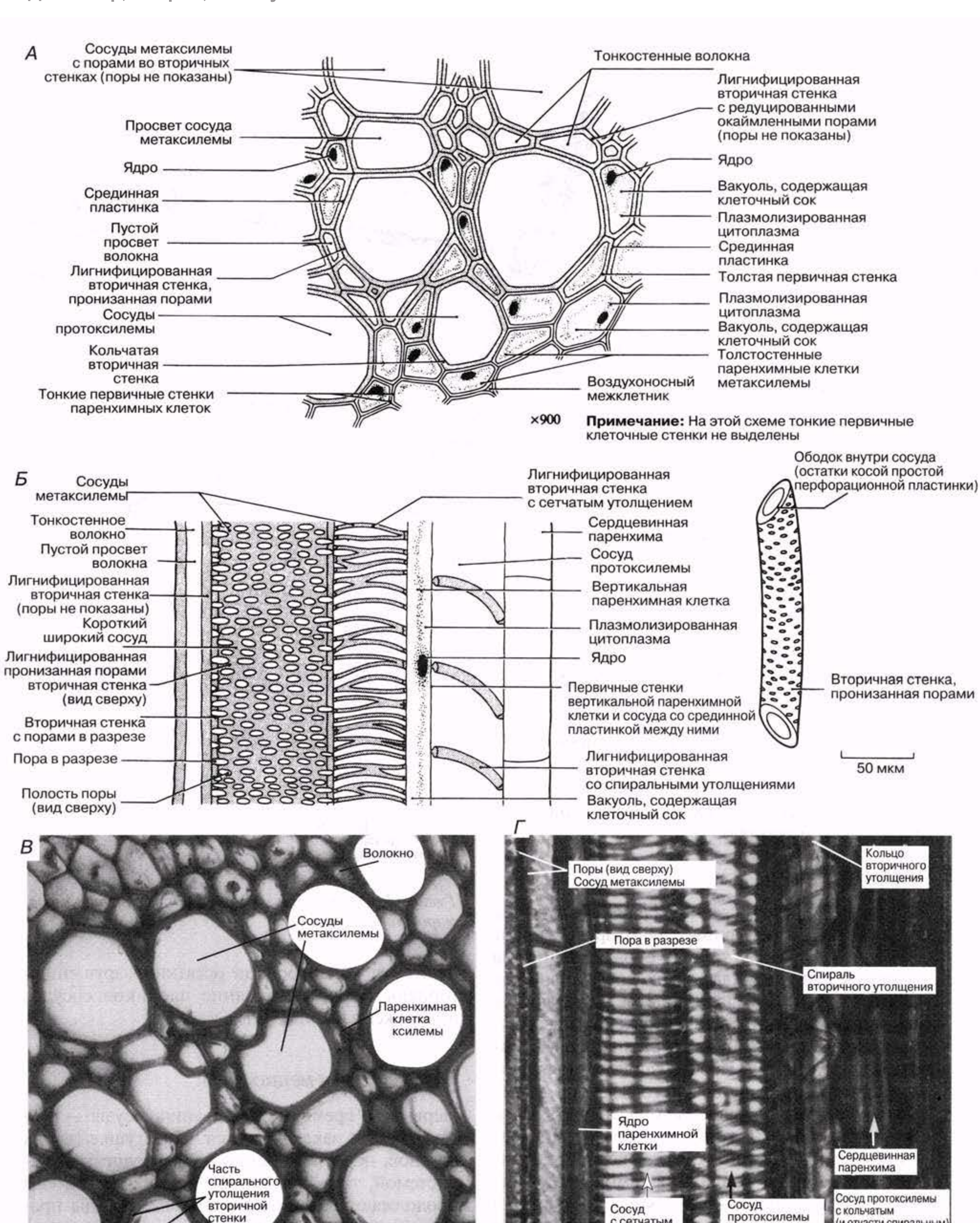
6.2.1. Ксилема

Ксилема выполняет в растении две основные функции: по ней движется вода вместе с растворенными минеральными веществами и она служит опорой органам растения. Таким образом, ксилема играет в растении двоякую роль — физиологическую и структурную. В состав ксилемы входят гистологические элементы четырех типов: трахеиды, сосуды, паренхимные клетки и волокна. На рис. 6.9 эти гистологические элементы представлены и поперечном и продольном разрезах.

Трахеиды

Трахеиды — это одиночные лигнифицированные клетки веретеновидной формы. Концы соприкасающихся трахеид перекрываются так же, как и заостренные концы волокон склеренхимы. Это придает трахеидам механическую прочность и обеспечивает органам растения опору. Трахеиды — мертвые клетки; в зрелом состоянии их просвет ничем не заполнен. Среди водопроводящих клеток сосудистых растений трахеиды представляют первичную примитивную форму; у древних сосудистых растений это единственные водопроводящие клетки. Из них развились описанные ниже сосуды и волокна ксилемы высших растений. Несмотря на свой примитивный характер, трахеиды, несомненно, функционируют эффективно; об этом свидетельствует тот факт, что у голосеменных растений доставка воды от корней к надземным частям обеспечивается исключительно трахеидами, а ведь большинство голосеменных — древесные породы. Вода движется по пустым просветам трахеид, не встречая на своем пути помех в виде живого содержимого. Из одной трахеиды в другую она переходит либо через поры, через их «замыкающие пленки» (на рис. 6.8 показано, как они образуются), либо через нелигнифицированные части клеточных стенок. Характер лигнификации (одревеснения) клеточ-

Рис. 6.9. Строение первичной ксилемы. А. Поперечный срез. Б. Продольный срез. В. Поперечный срез первичной ксилемы из стебля Helianthus. Г. Продольный срез первичной ксилемы из стебля Helianthus.


А
Сосуды метаксилемы с порами во вторичных стенках (поры не показаны)
Просвет сосуда метаксилемы
Ядро
Срединная пластинка
Пустой просвет волокна
Лигнифицированная вторичная стенка, пронизанная порами
Сосуды протоксилемы
Кольчатая вторичная стенка
Тонкие первичные стенки паренхимных клеток
Тонкостенные волокна
Лигнифицированная вторичная стенка с редуцированными окаймленными порами (поры не показаны)
Ядро
Вакуоль, содержащая клеточный сок
Плазмолизированная цитоплазма
Срединная пластинка
Толстая первичная стенка
Плазмолизированная цитоплазма
Вакуоль, содержащая клеточный сок
Толстостенные паренхимные клетки метаксилемы
Воздухоносный межклетник
×900
Примечание: На этой схеме тонкие первичные клеточные стенки не выделены
Б
Сосуды метаксилемы
Тонкостенное волокно
Пустой просвет волокна
Лигнифицированная вторичная стенка (поры не показаны)
Короткий широкий сосуд
Лигнифицированная пронизанная порами вторичная стенка (вид сверху)
Вторичная стенка с порами в разрезе
Пора в разрезе
Полость поры (вид сверху)
Лигнифицированная вторичная стенка с сетчатым утолщением
Сердцевинная паренхима
Сосуд протоксилемы
Вертикальная паренхимная клетка
Плазмолизированная цитоплазма
Ядро
Первичные стенки вертикальной паренхимной клетки и сосуда со срединной пластинкой между ними
Лигнифицированная вторичная стенка со спиральными утолщениями
Вакуоль, содержащая клеточный сок
Ободок внутри сосуда (остатки косой простой перфорационной пластинки)
Вторичная стенка, пронизанная порами
50 мкм
В
Волокно
Сосуды метаксилемы
Паренхимная клетка ксилемы
Часть спирального утолщения вторичной стенки
Г
Поры (вид сверху)
Сосуд метаксилемы
Пора в разрезе
Кольцо вторичного утолщения
Спираль вторичного утолщения
Ядро паренхимной клетки
Сердцевинная паренхима
Сосуд с сетчатым утолщением
Сосуд протоксилемы со спиральным утолщением
Сосуд протоксилемы с кольчатым (и отчасти спиральным) утолщением

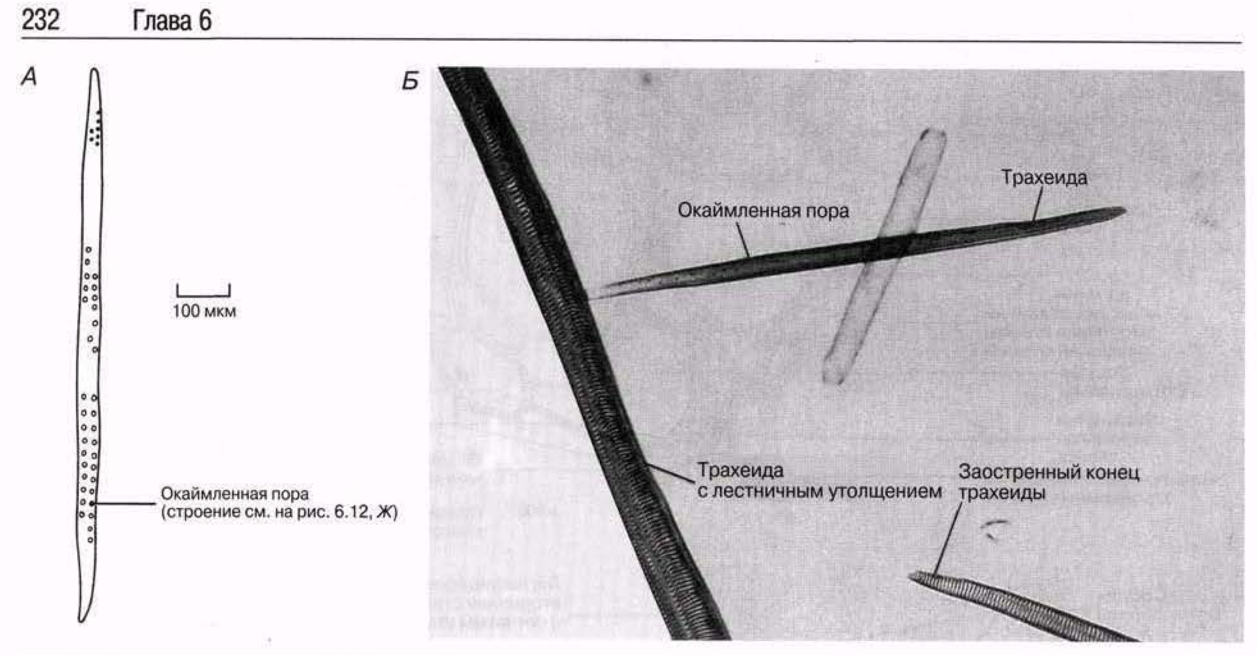


Рис. 6.10. Строение трахеид. А. Трахеида с окаймленными порами (трахеиды, подобно сосудам, могут иметь кольчатые, спиральные, лестничные и сетчатые утолщения; см. рис. 6.12, Ж). Б. Трахеиды из мацерированной древесины Pinus. ×120.

ных стенок трахеид близок к тому, который описан ниже для сосудов. На рис. 6.10 представлено строение трахеид. У покрытосеменных число трахеид по сравнению с числом сосудов относительно невелико. Сосуды считаются более эффективным приспособлением для транспорта воды, нежели трахеиды; появление сосудов связано, как полагают, с тем, что у покрытосеменных с их большой листовой поверхностью транспирация идет более активно.

Сосуды

Сосуды — характерные проводящие элементы ксилемы покрытосеменных. Они представляют собой очень длинные трубки, образовавшиеся в результате слияния ряда клеток, соединившихся «конец в конец». Каждая из клеток, образующих сосуд ксилемы, соответствует трахеиде и называется **члеником сосуда**. Однако членики сосуда короче и шире трахеид. Первая ксилема, появляющаяся в растении в процессе его развития, носит название **первичной ксилемы**; она закладывается у кончика корня и на верхушке побегов. Дифференцированные членики сосудов ксилемы появляются рядами на концах прокамбиальных тяжей. Сосуд возникает, когда соседние членики в данном ряду сливаются в результате разрушения перегородок между ними. Внутри сосуда сохраняются в виде ободков остатки разрушенных торцевых стенок. Слияние члеников сосудов изображено на рис. 6.11.

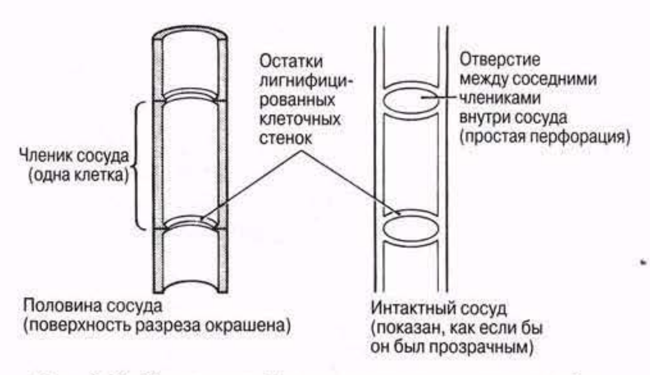


Рис. 6.11. Слияние отдельных члеников в процессе формирования сосуда.

Протоксилема и метаксилема

Первые по времени образования сосуды — **протоксилема** — закладываются на верхушке осевых органов, непосредственно под верхушечной меристемой, там, где окружающие их клетки еще продолжают вытягиваться. Зрелые сосуды протоксилемы способны растягиваться одновременно с вытягиванием окружающих клеток, по-

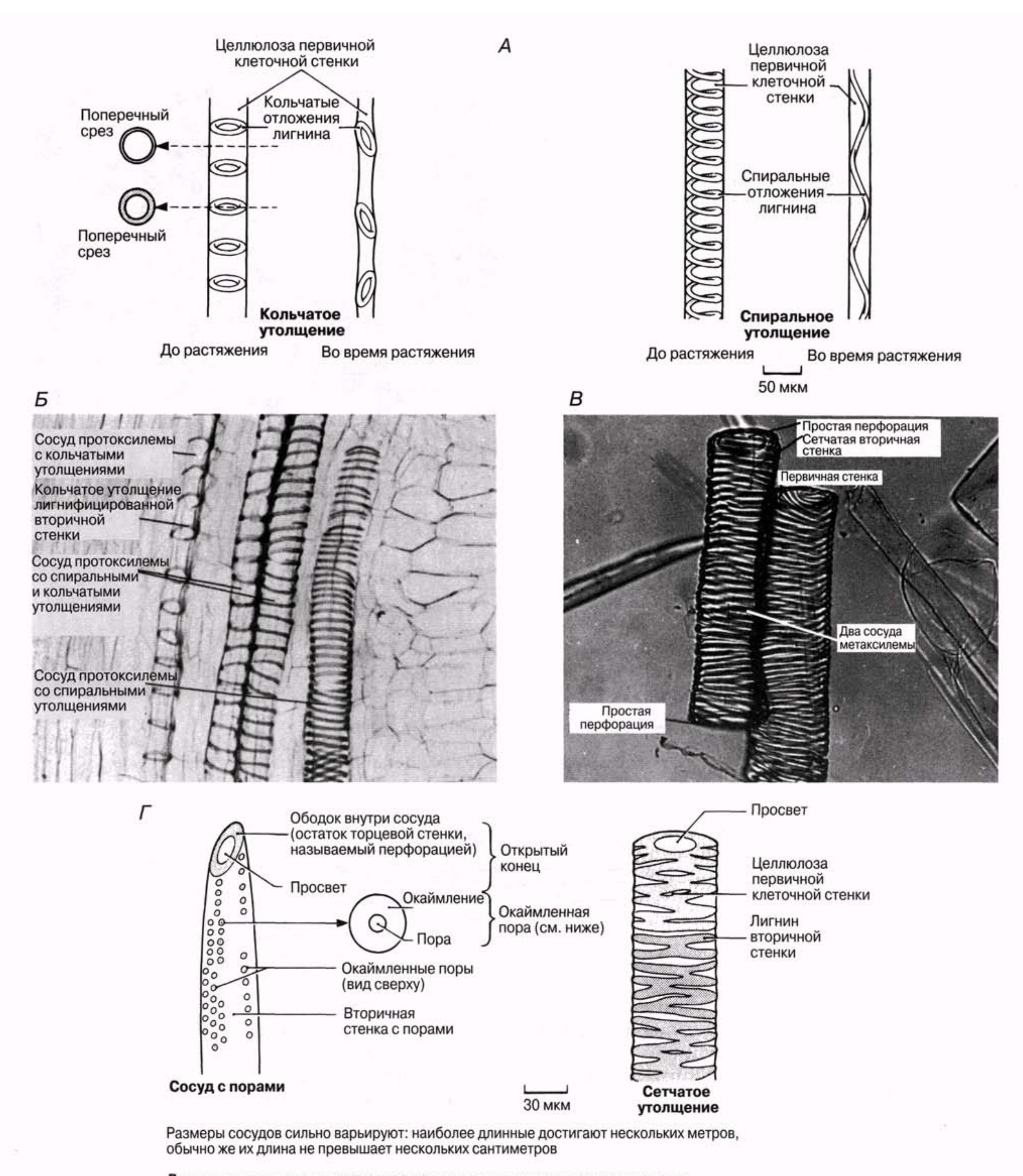
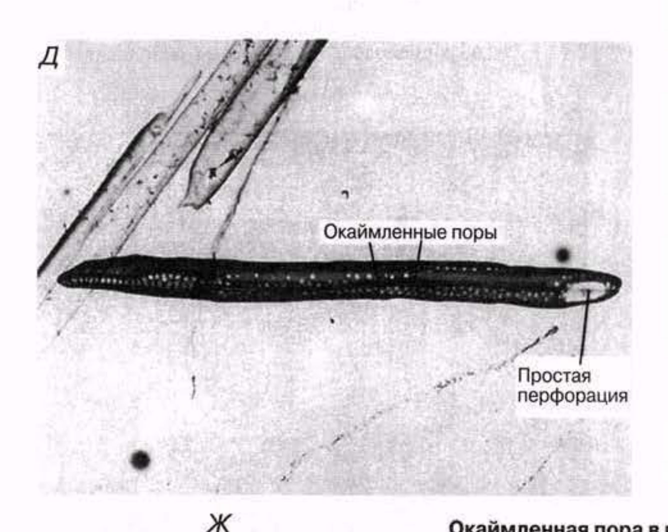
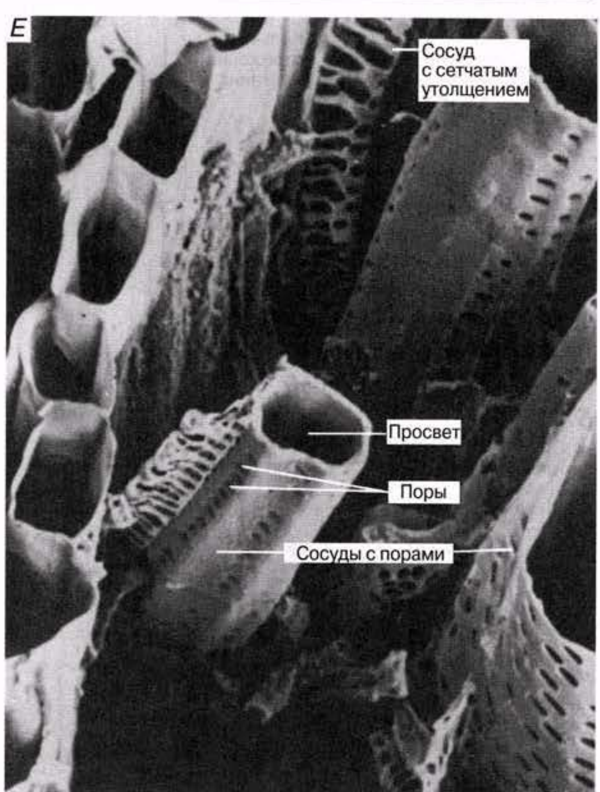


Рис. 6.12. *Строение сосудов протоксилемы и метаксилемы. А. Сосуды протоксилемы. Б. Микрофотография кольчатых и спиральных сосудов протоксилемы. В. Микрофотография сетчатых сосудов метаксилемы из мацерированной древесины. Г. Точечные (пористые) и сетчатые сосуды метаксилемы.* *Продолжение рисунка на с. 234.*

Рис. 6.12 (продолжение). Д. Микрофотография точечного сосуда метаксилемы из мацерированной древесины. Е. Микрофотография сосудов метаксилемы, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа; ×18 000. Вид этих сосудов на поперечном срезе меняется в зависимости от того, через какую часть сосуда пройдет срез; это можно понять, если обратиться к схематическому изображению на рис. 6.12, А (см. крайний левый сосуд). Ж. Поперечный срез через окаймленную пору.





Ж

Окаймленная пора в поперечном разрезе

Окаймление Пора Окаймление

Пора

Лигнин вторичной стенки

Первичная стенка

Лигниновый валик (окаймление поры)

Срединная пластинка

Торус — лигнифицированное утолщение замыкающей пленки, которое может закрывать пору, действуя как клапан

скольку их целлюлозные стенки еще не сплошь одревеснели — лигнин откладывается в них лишь кольцами или по спирали (рис. 6.12). Эти отложения лигнина позволяют трубкам сохранять достаточную прочность во время роста стебля или корня. С ростом органа появляются новые сосуды ксилемы, которые претерпевают более интенсивную лигнификацию и завершают свое развитие в зрелых частях органа; так формируется **метаксилема**. Тем временем самые первые сосуды протоксилемы растягиваются, а затем разрушаются. Зрелые сосуды метаксилемы не способны растягиваться и расти. Это мертвые, жесткие, полностью одревесневшие трубки. Если бы их развитие завершалось до того, как закончилось вытягивание окружающих живых клеток, то они бы очень сильно мешали этому процессу.

У сосудов метаксилемы обнаруживаются три главных типа утолщений: лестничные, сетчатые и точечные (рис. 6.12).

Длинные полые трубки ксилемы — идеальная система для проведения воды на большие расстояния с минимальными помехами. Так же как и в трахеидах, вода может переходить из сосуда в сосуд через поры или через неодревесневшие части клеточной стенки. Вследствие одре-

веснения клеточные стенки сосудов обладают высокой прочностью на разрыв, что тоже очень важно, потому что благодаря этому трубки не спадаются, когда вода движется в них под натяжением (разд. 13.4).

Вторую свою функцию — механическую — ксилема выполняет также благодаря тому, что она состоит из ряда одревесневших трубок. В первичном теле растения ксилема в корнях занимает центральное положение, помогая корню противостоять тянущему усилию надземных частей, изгибающихся под порывами ветра. В стебле проводящие пучки либо образуют по периферии кольцо, как у двудольных, либо располагаются беспорядочно, как у однодольных; в обоих случаях стебель пронизывается отдельными тяжами ксилемы, обеспечивающими ему определенную опору. Особенно важное значение опорная функция ксилемы приобретает там, где имеет место вторичный рост. Во время этого процесса быстро нарастает количество вторичной ксилемы; к ней переходит от колленхимы и склеренхимы роль главной механической ткани, и именно она служит опорой у крупных древесных и кустарниковых пород. Рост стволов в толщину определяется в известной мере нагрузками, которым подвергается растение, так что иногда наблюдается дополнительный рост, смысл которого состоит в усилении структуры и обеспечении ей максимальной опоры.

Древесинная паренхима

Древесинная паренхима содержится как в первичной, так и во вторичной ксилеме, однако в последней ее количество больше и роль важнее. Клетки древесинной паренхимы, подобно любым другим паренхимным клеткам, имеют тонкие целлюлозные стенки и живое содержимое.

Во вторичной ксилеме имеются две системы паренхимы. Обе они возникают из меристематических клеток, называемых в одном случае лучевыми инициалями, а в другом — веретеновидными инициалями (гл. 22). Лучевая паренхима более обильна. Она образует радиальные слои ткани, так называемые **сердцевинные лучи**, которые, пронизывая сердцевину, служат живой связью между сердцевиной и корой. Здесь запасаются различные питательные вещества, скапливаются таннины, кристаллы и т. п., и здесь же осуществляется радиальный транспорт питательных веществ и воды, а также газообмен по межклетникам.

Из веретеновидных инициалей обычно развиваются сосуды ксилемы и ситовидные трубки флоэмы вместе с их клетками-спутницами, однако время от времени они дают начало также и паренхимным клеткам. Эти паренхимные клетки образуют во вторичной ксилеме вертикальные ряды.

Древесинные волокна

Полагают, что древесинные волокна, так же как и сосуды ксилемы, ведут свое происхождение от трахеид. Они короче и у́же трахеид, а стенки их гораздо толще, но поры их сходны с порами, имеющимися в трахеидах, и на срезах волокна иногда трудно отличить от трахеид, поскольку между теми и другими есть ряд переходных форм. Древесинные волокна очень напоминают уже описанные волокна склеренхимы; их торцевые стенки также перекрываются. В отличие от сосудов ксилемы древесинные волокна не проводят воду; поэтому у них могут быть гораздо более толстые стенки и более узкие просветы, а значит, они отличаются и большей прочностью, т. е. придают ксилеме дополнительную механическую прочность.

6.2.2. Флоэма

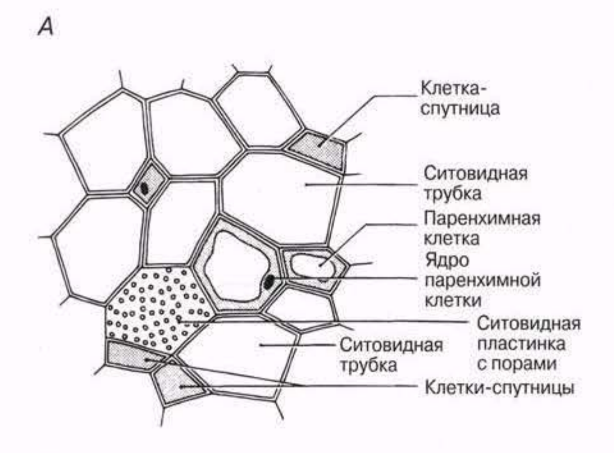
Флоэма сходна с ксилемой в том отношении, что и в ней имеются трубчатые структуры, модифицированные в соответствии с их проводящей функцией. Однако эти трубки составлены из живых клеток, имеющих цитоплазму; механической функции они не несут. Во флоэме различают пять типов клеток: членики ситовидных трубок, клетки-спутницы, паренхимные клетки, волокна и склереиды.

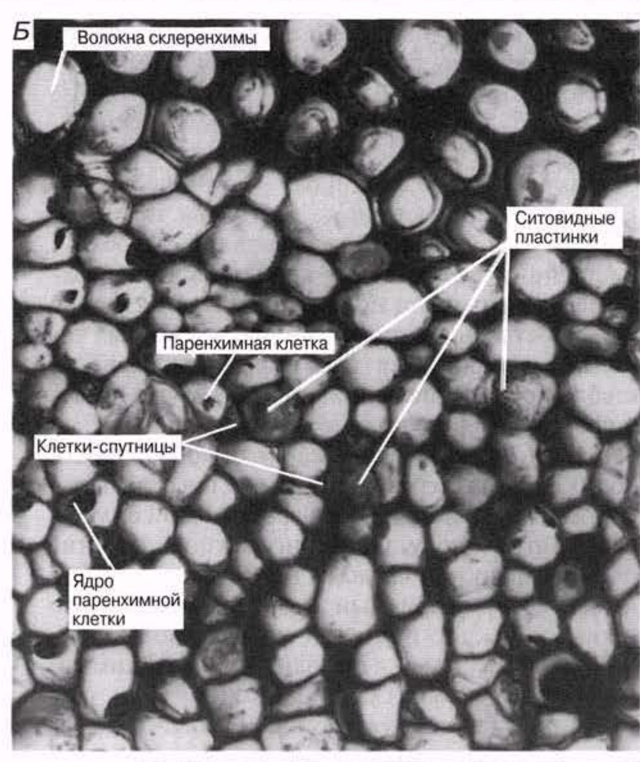
Ситовидные трубки и клетки-спутницы

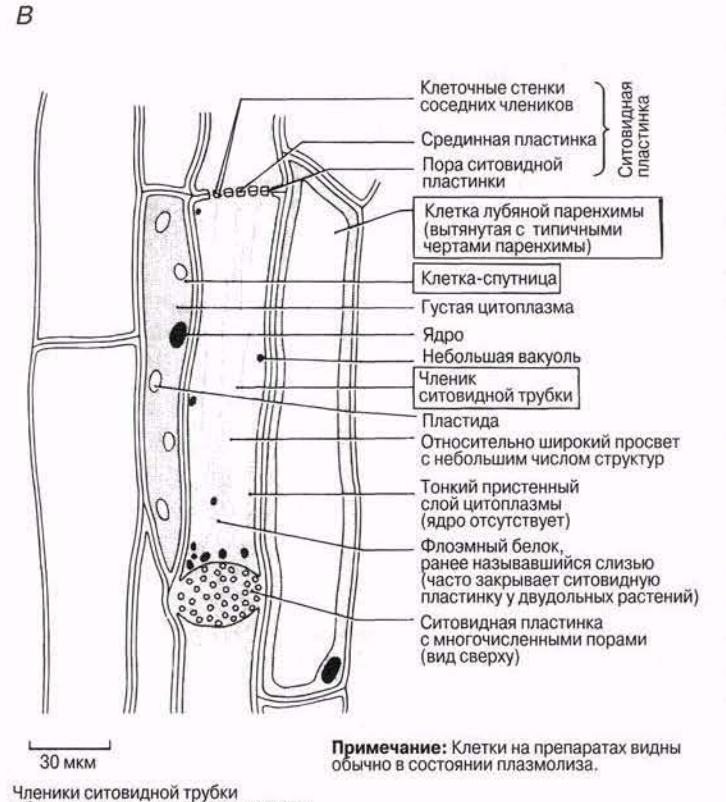
Ситовидные трубки — это длинные трубчатые структуры, по которым движутся в растении растворы органических веществ, главным образом растворы сахарозы. Они образуются путем соединения конец в конец клеток, которые называются **члениками ситовидных трубок**. В апикальной меристеме, где закладываются первичная флоэма и первичная ксилема (проводящие пучки), можно наблюдать развитие рядов этих клеток из прокамбиальных тяжей.

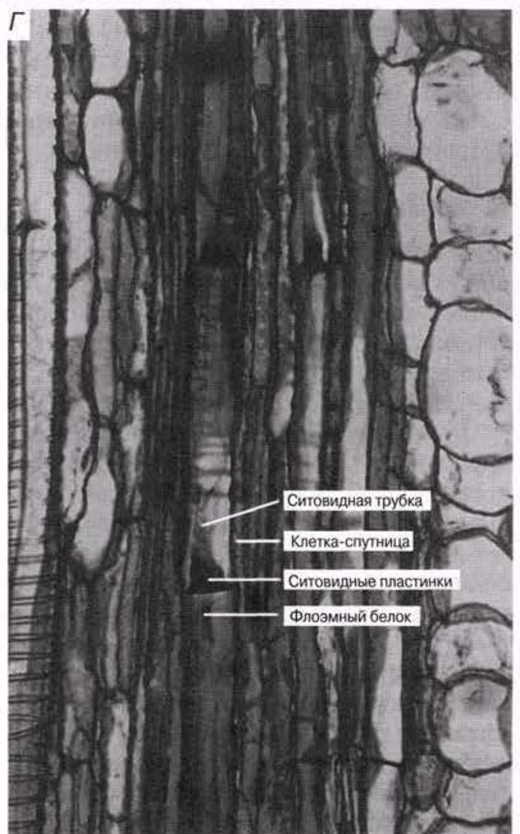
Первая возникающая флоэма, называемая **протофлоэмой**, появляется, так же как и прото-

Рис. 6.13. *Строение флоэмы. А. Схематическое изображение флоэмы на поперечном срезе. Б. Микрофотография первичной флоэмы стебля Helianthus на поперечном срезе; ×450. В. Схематическое изображение флоэмы на продольном срезе. Г. Микрофотография первичной флоэмы стебля Cucurbita (продольный срез); ×432.*









ксилема, в зоне роста и растяжения корня или стебля. По мере того как растут окружающие ее ткани, протофлоэма растягивается и значительная ее часть отмирает, т. е. перестает функционировать. Одновременно, однако, образуется новая флоэма. Эта флоэма, созревшая уже после того, как закончится растяжение, называется **метафлоэмой**.

Членики ситовидных трубок имеют весьма характерное строение. У них тонкие клеточные стенки, состоящие из целлюлозы и пектиновых веществ, и этим они напоминают паренхимные клетки, однако их ядра при созревании отмирают, а от цитоплазмы остается лишь тонкий слой, прижатый к клеточной стенке. Несмотря на отсутствие ядра, членики ситовидных трубок остаются живыми, но их существование зависит от примыкающих к ним клеток-спутниц, развивающихся из одной с ними меристематической клетки. Членик ситовидной трубки и его клетка-спутница составляют вместе одну функциональную единицу; у клетки-спутницы цитоплазма очень густая и отличается высокой активностью. Подробно строение этих клеток, выявленное при помощи электронного микроскопа, описано в гл. 13.

Характерной чертой ситовидных трубок является наличие **ситовидных пластинок**. Эта их особенность сразу же бросается в глаза при рассматривании в световом микроскопе. Ситовидная пластинка возникает в месте соединения торцевых стенок двух соседних члеников ситовидных трубок. Вначале через клеточные стенки проходят плазмодесмы, но затем их каналы расширяются, превращаясь в поры, так что торцевые стенки приобретают вид сита, через которое раствор перетекает из одного членика в другой. В ситовидной трубке ситовидные пластинки располагаются через определенные промежутки, соответствующие отдельным членикам этой трубки. Строение ситовидных трубок, клеток-спутниц и лубяной паренхимы, выявленное с помощью электронного микроскопа, показано на рис. 6.13.

Вторичная флоэма, развивающаяся, как и вторичная ксилема, из пучкового камбия, по своему строению сходна с первичной флоэмой, отличаясь от нее лишь тем, что в ней видны тяжи одревесневших волокон и сердцевинные лучи паренхимы (гл. 22). Выражена, однако, вторичная флоэма не столь сильно, как вторичная ксилема, и к тому же она постоянно обновляется (гл. 22).

Лубяная паренхима, лубяные волокна и склереиды

Лубяная паренхима и лубяные волокна имеются только у двудольных, у однодольных они отсутствуют. По своему строению лубяная паренхима сходна с любой другой, но клетки ее обычно вытянуты. Во вторичной флоэме паренхима присутствует в виде сердцевинных лучей и вертикальных рядов, так же как и описанная выше древесинная паренхима. Функции у лубяной и древесинной паренхимы одинаковы.

Лубяные волокна ничем не отличаются от описанных выше волокон склеренхимы. Иногда они обнаруживаются и в первичной флоэме, но чаще их можно встретить во вторичной флоэме двудольных. Здесь эти клетки образуют вертикальные тяжи. Как известно, вторичная флоэма во время роста испытывает растяжение; возможно, что склеренхима помогает ей противостоять этому воздействию.

Склереиды во флоэме, особенно в более старой, встречаются достаточно часто.

6.3. Эпителиальная ткань животных

Эпителиальная ткань животных образует однослойные или многослойные пласты, покрывающие внутренние и наружные **поверхности** любого организма.

Эпителиальные клетки соединены друг с другом небольшим количеством цементирующего вещества, состоящего в основном из углеводов, и специальными связками — межклеточными контактами. Эпителий подстилает базальная мембрана, состоящая из переплетающихся коллагеновых волокон, заключенных в матрикс. Термин мембрана не следует путать с клеточными мембранами, о которых мы говорили в гл. 5; здесь он означает просто тонкий слой. Матрикс не препятствует диффузии. Поскольку эпителиальные клетки не снабжаются кровеносными сосудами, кислород и питательные вещества поступают к ним путем диффузии из лимфатических сосудов, расположенных в межклеточных пространствах. В эпителий могут проникать нервные окончания.

Функция эпителиальной ткани заключается в защите нижележащих структур от механических повреждений и от инфекции. При постоянных механических воздействиях эта ткань утолщается и кератинизируется, а в тех участках, где клетки слущиваются вследствие постоянного давления

Таблица 6.2. Типы эпителиальной ткани

- Покровный эпителий
  - Простой (толщиной в одну клетку)
    - Плоский
    - Кубический
    - Цилиндрический
    - Мерцательный
    - Многорядный
  - Сложный (толщиной в несколько клеток)
    - Многослойный
    - Переходный

А

Неровный край

Базальная мембрана

Протоплазматические мостики, удерживающие клетки вместе

Центральное дисковидное ядро

Б

или трения, клеточное деление происходит с очень высокой скоростью, так что утраченные клетки быстро замещаются. Свободная поверхность эпителия часто бывает высоко дифференцированной и выполняет функции всасывания, секреторные или экскреторные или же содержит сенсорные клетки и нервные окончания, специализированные к восприятию раздражений.

Эпителиальная ткань делится на несколько типов (табл. 6.2) в зависимости от числа клеточных слоев и от формы отдельных клеток. Во многих частях организма клетки разных типов перемешаны друг с другом, и тогда эпителиальную ткань бывает трудно отнести к какому-либо определенному типу.

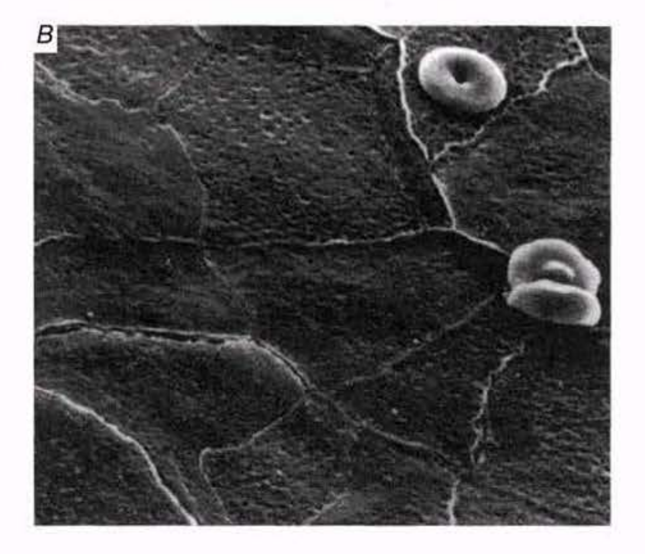
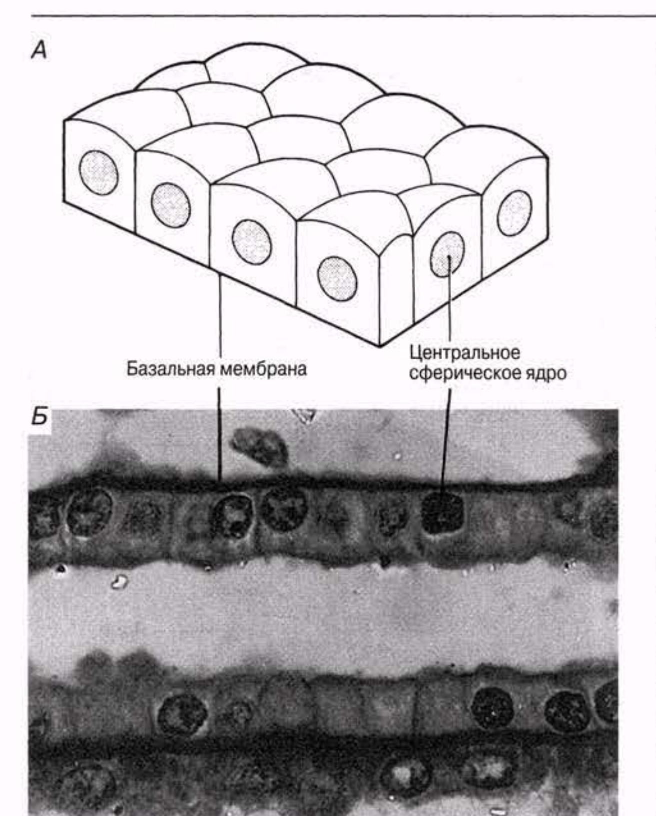


Рис. 6.14. Однослойный плоский эпителий. А. Схематическое изображение. Б. Микрофотография (мелкий кровеносный сосуд). В. Электронная микрофотография.

6.3.1. Простые эпителии

Плоский эпителий

Клетки плоского эпителия тонкие и уплощенные. Уплощены они настолько, что ядро образует выпуклость (рис. 6.14). Края клеток неровные,



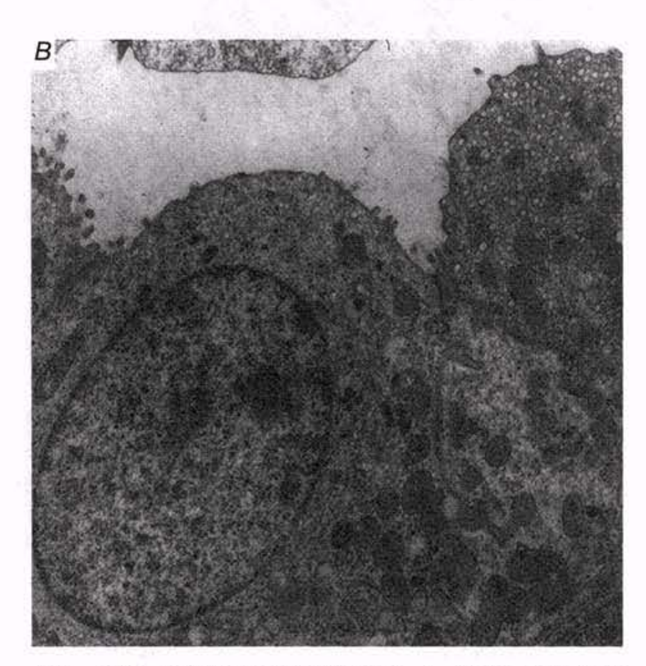


Рис. 6.15. Кубический эпителей. А. Схематическое изображение. Б. Микрофотография (почка). В. Электронная микрофотография.

как это ясно видно на изображении поверхности клетки. Соседние клетки плотно соединены друг с другом особыми контактами. Плоский эпителий имеется в боуменовых капсулах почек, в выстилке альвеол легких и в стенках капилляров, где благодаря своей тонкости он допускает диффузию различных веществ. Образует также выстилку полых структур, таких как кровеносные сосуды и камеры сердца, где уменьшает трение при протекании жидкостей.

Кубический эпителий

Это наименее специализированный из всех эпителиев. Его клетки имеют кубическую форму и содержат расположенное в центре сферическое ядро (рис. 6.15). Если смотреть на эти клетки сверху, то видно, что они имеют пяти- или шестиугольные очертания. Кубический эпителий выстилает протоки многих желез, например слюнных желез и поджелудочной железы, а также проксимальные и дистальные почечные канальцы и собирательные трубочки почки в участках, где они не являются секреторными.

Кубический эпителий содержится также во многих железах — слюнных, слизистых, потовых, щитовидной, — где он выполняет секреторные функции.

Цилиндрический эпителий

Клетки этого эпителия высокие и довольно узкие; благодаря такой форме на единицу площади эпителия приходится больше цитоплазмы (рис. 6.16). В каждой клетке имеется ядро, расположенное на ее базальном конце. Среди эпителиальных клеток часто бывают разбросаны бокаловидные клетки; по своим функциям цилиндрический эпителий может быть секреторным и(или) всасывающим. Нередко на свободной поверхности каждой клетки имеется хорошо выраженная щеточная каемка, образуемая **микроворсинками**, которые увеличивают всасывающую и секреторную поверхность клетки. Цилиндрический эпителий выстилает желудок; слизь, выделяемая бокаловидными клетками, защищает слизистую желудка от воздействия кислого содержимого и от переваривания ферментами. Он выстилает также кишечник, где опять-таки слизь защищает стенки кишечника от самопереваривания и одновременно создает смазку, облегчающую прохождение пищи. В тонком ки-

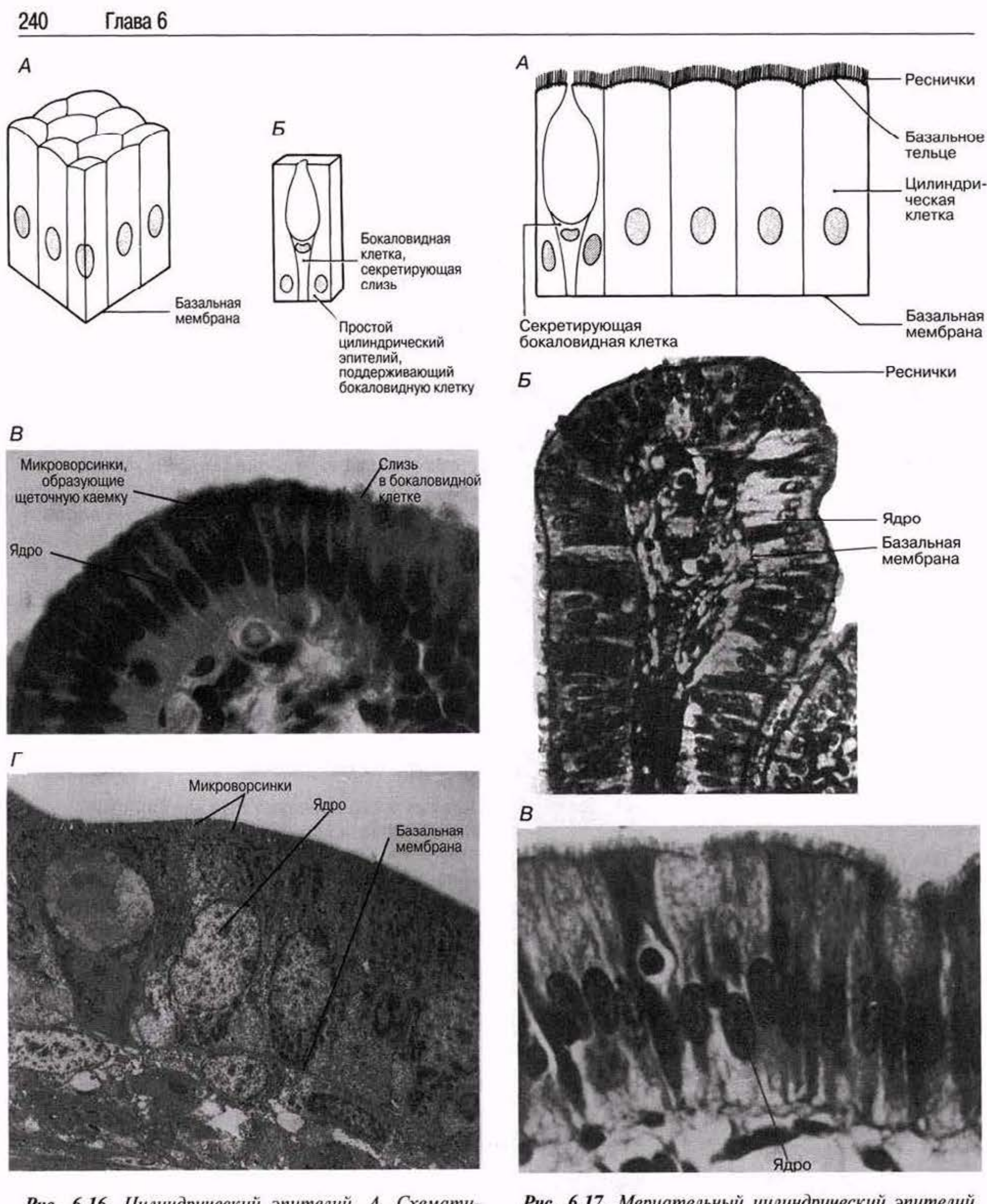


Рис. 6.16. Цилиндрический эпителий. А. Схематическое изображение. Б. Бокаловидная клетка. В. Микрофотография эпителия подвздошной кишки, на которой видна бокаловидная клетка. Г. Электронная микрофотография (подвздошная кишка).

Рис. 6.17. Мерцательный цилиндрический эпителий. А. Схематическое изображение. Б. Микрофотография цилиндрического эпителия, выстилающего яйцевод. В. Микрофотография цилиндрического эпителия, выстилающего трахею.

шечнике переваренная пища всасывается через этот эпителий в кровяное русло. Цилиндрический эпителий выстилает и защищает многие почечные канальцы; он имеется также в щитовидной железе и желчном пузыре.

Мерцательный эпителий

Клетки этого эпителия обычно имеют цилиндрическую форму, но несут на своих свободных поверхностях многочисленные реснички (рис. 6.17). Они всегда ассоциированы с бокаловидными клетками, секретирующими слизь, перетекающую благодаря биению ресничек. Мерцательный эпителий выстилает изнутри яйцеводы, желудочки головного мозга, спинномозговой канал и дыхательные пути (трахеи, бронхи и бронхиолы), обеспечивая перемещение по ним различных веществ. Так, например, в дыхательных путях реснички перемещают слизь вверх, в горло, что облегчает заглатывание твердой пищи. Слизь задерживает бактерии, пыль и другие мелкие частицы, препятствуя их попаданию в легкие.

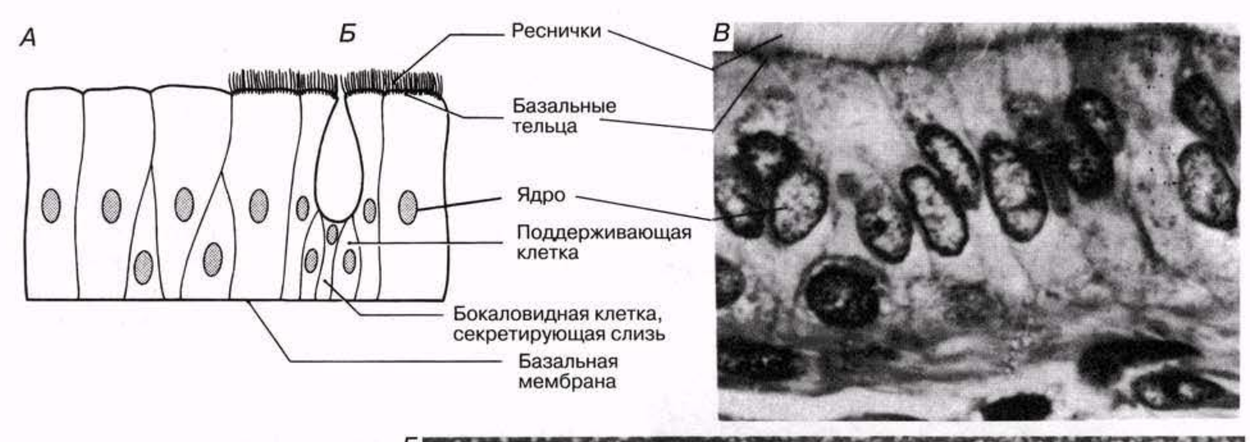
Псевдомногослойный (многорядный) эпителий

При рассмотрении гистологических срезов этого эпителия создается впечатление, что клеточные ядра лежат на разных уровнях, потому что не все клетки доходят до свободной поверхности ткани (рис. 6.18). Тем не менее этот эпителий состоит только из одного слоя клеток, каждая из которых прикреплена к базальной мембране. Псевдомногослойный эпителий выстилает мочевые пути и дыхательные пути (трахею, бронхи, бронхиолы, где он покрыт ресничками и состоит из цилиндрических клеток).

6.3.2. Сложные эпителии

Многослойный эпителий

Эта ткань состоит из нескольких слоев клеток, поэтому она толще, чем простой эпителий, и создает относительно прочный непроницаемый барьер. Клетки многослойного эпителия образуются путем митотического деления клеток



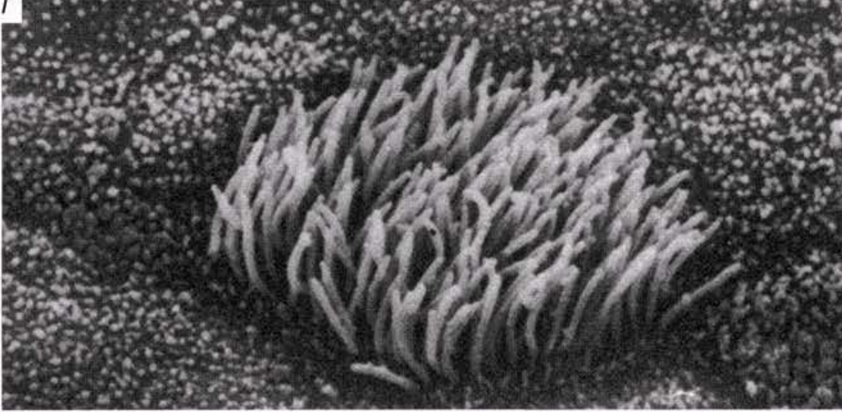
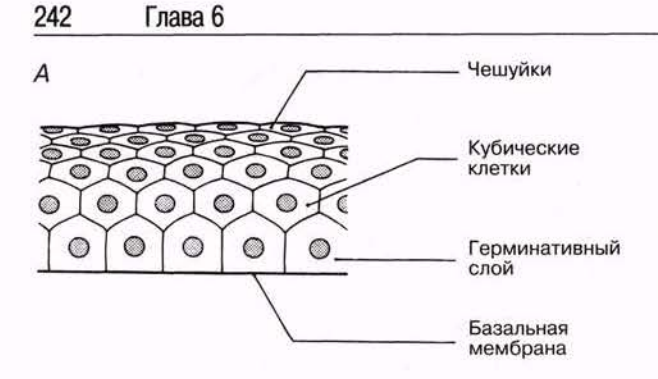


Рис. 6.18. Псевдомногослойный эпителий. А. Цилиндрический. Б. Мерцательный. В. Микрофотография мерцательного эпителия дыхательных путей. Г. Микрофотография ресничек, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа.



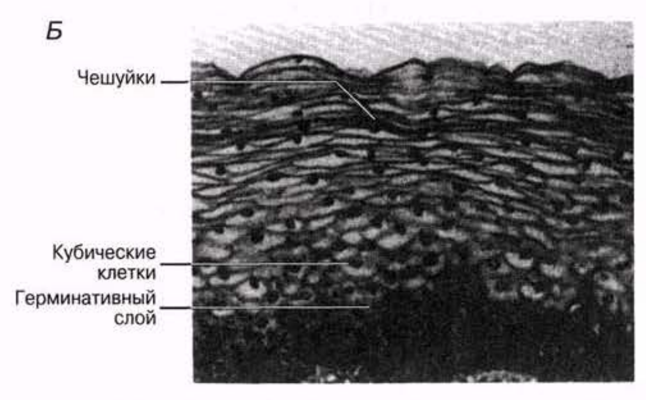


Рис. 6.19. Многослойный плоский эпителий. А. Схематическое изображение. Б. Микрофотография многослойного эпителия, выстилающего влагалище.

герминативного слоя, лежащего на базальной мембране (рис. 6.19). Клетки, возникшие первыми, имеют кубическую форму, но по мере продвижения к свободной поверхности ткани, они уплощаются. Такие клетки называют **чешуйками**.

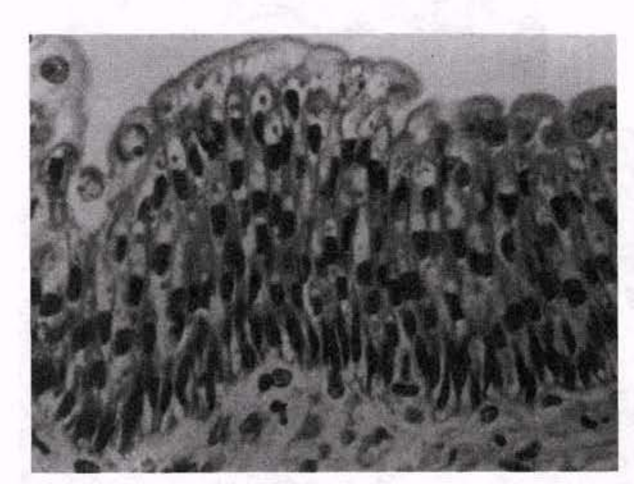


Рис. 6.20. Переходный эпителий, выстилающий мочевой пузырь.

В одних областях тела они остаются неороговевшими, как в пищеводе, где эпителий защищает нижележащие ткани от механических повреждений, которые могут возникнуть при соприкосновении с только что заглоченной пищей. В других областях чешуйки превращаются в неживой роговой слой **кератина**, который в конце концов слущивается. Этот эпителий называют **ороговевающим**; он особенно обилен на наружных поверхностях кожи, выстилая щечные карманы (ротовую полость) и влагалище, где он создает защиту от механических повреждений.

В зависимости от формы клеток, образующих многослойный эпителий, его называют многослойным плоским (имеется в некоторых частях пищевода), многослойным кубическим (в протоках потовых желез), многослойным цилиндрическим (в протоках млечных желез) и многослойным переходным (в мочевом пузыре).

Переходный эпителий

Этот эпителий часто рассматривают как модифицированный многослойный эпителий. Он состоит из 3–4 слоев клеток, одинаковых по величине и форме, за исключением более уплощенных клеток, образующих свободную поверхность (рис. 6.20). Поверхностные клетки не слущиваются, а при изменении условий все клетки способны менять свою форму. Это свойство приобретает важное значение в тех структурах, которые подвергаются сильному растяжению, как, например, мочевой пузырь, мочеточник и тазовая область почки. Толщина переходного эпителия препятствует также просачиванию мочи в окружающие ткани.

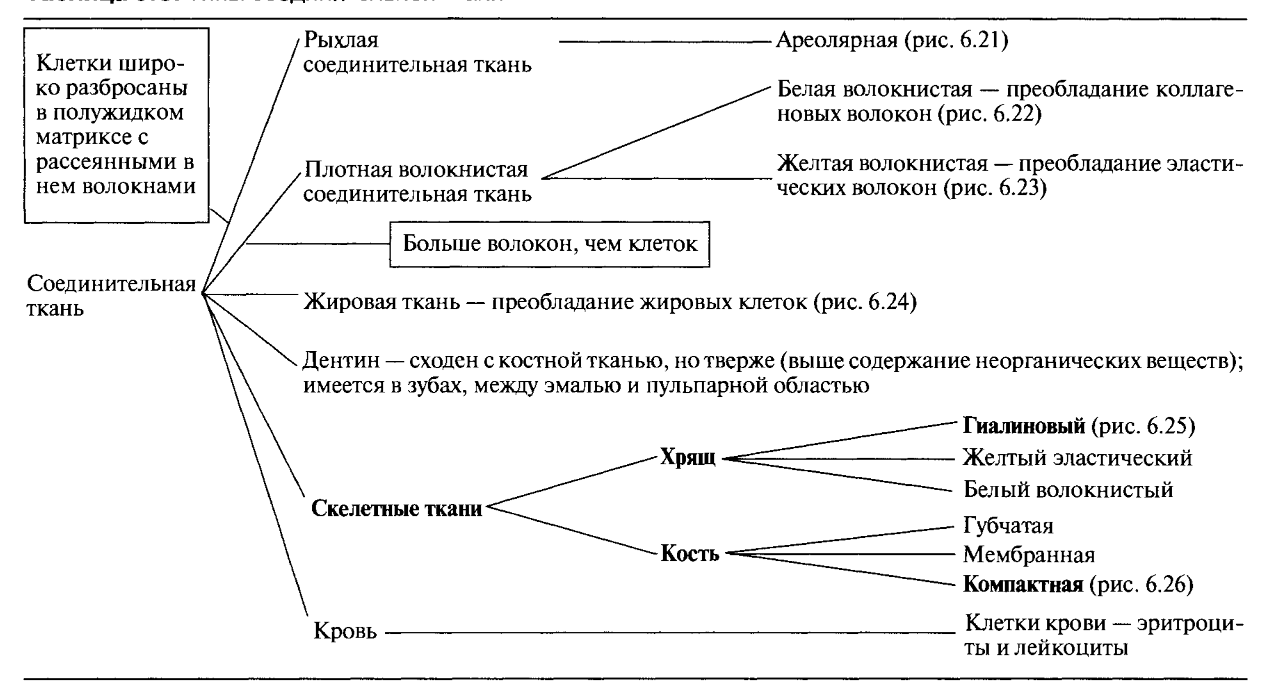
6.3.3. Железистый эпителий

Среди эпителиальных клеток могут находиться отдельные секреторные клетки, такие как **бокаловидные клетки**, или скопления секреторных клеток, образующих **многоклеточную железу**. Эпителий, содержащий много бокаловидных клеток, называют слизистым.

6.4. Соединительная ткань животных

Соединительная ткань — это главная **опорная ткань** организма. К ней относятся ткани, образующие скелет, — костная и хрящевая, а кроме то-

Таблица 6.3. Типы соединительной ткани



го, соединительная ткань связывает между собой другие ткани. Соединительная ткань покрывает также снаружи различные органы, как бы заключая их в мешки и отделяя друг от друга, с тем чтобы каждый из них не нарушал функции соседа; кроме того, она окружает кровеносные сосуды и нервы в местах их входа в тот или иной орган и выхода из него. Соединительная ткань — структура сложная, и построена она из разных клеток. В нее входят **волокна** нескольких типов, продуцируемые этими клетками, погруженными в жидкое или полужидкое основное вещество, или **матрикс**.

Клетки соединительной ткани обычно располагаются довольно далеко друг от друга. В некоторых частях организма, например в дерме кожи, имеются обширные сети кровеносных сосудов, но они обеспечивают главным образом снабжение кислородом и питательными веществами не саму соединительную ткань, а другие структуры, например эпителий. Существуют несколько типов соединительной ткани, перечисленных в табл. 6.3.

Эта ткань, помимо соединения между собой и обособления друг от друга разных структур, выполняет много других функций: защищает организм от механических повреждений, от проникновения бактерий (ареолярная соединительная ткань), обеспечивает теплоизоляцию (жировая ткань), несет опорную функцию (хрящ и кость) и вырабатывает клетки крови.

6.4.1. Ареолярная, волокнистая соединительная и жировая ткани

Ареолярная ткань изображена на рис. 6.21, волокнистая соединительная — на рис. 6.22 и 6.23, а жировая — на рис. 6.24.

6.4.2. Скелетные ткани

Хрящ

Хрящ представляет собой соединительную ткань, состоящую из клеток, погруженных в основное вещество (матрикс), образованное **хондрином**. Хондрин отлагается клетками, которые называются **хондробластами**, и содержит многочисленные тонкие волокна, состоящие главным образом из коллагена. В конечном счете хондробласты оказываются заключенными в полости, называемые **лакунами**. В этом состоянии их называют **хондроцитами**. Снаружи хрящ покрыт **перихондрием**, или **надхрящницей**, — плотной оболочкой, состоящей из клеток и волокон. Здесь формируются новые хондробласты, непре-

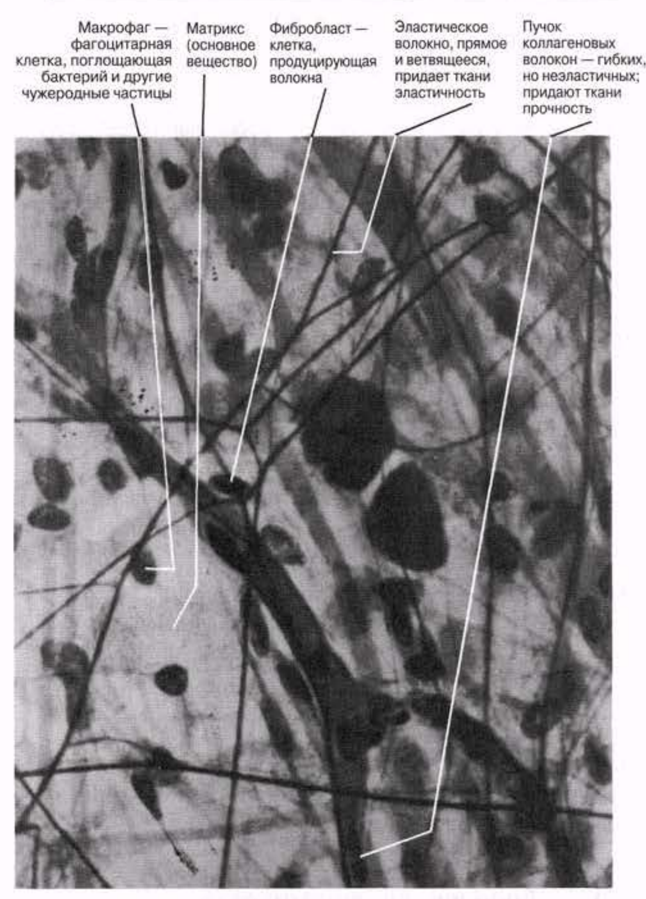


Рис. 6.21. *Рыхлая ареолярная соединительная ткань, в которой клетки широко разбросаны. Помимо обозначенных здесь клеток, эта ткань содержит жировые клетки (см. рис. 6.24), тучные клетки, реагирующие на механические повреждения, и клетки (плазмациты), продуцирующие антитела. Ареолярная ткань окружает все органы тела; ее волокна беспорядочно разбросаны по всему матриксу.*

рывно добавляющиеся к внутреннему матриксу хряща.

Хрящ — это твердая, но гибкая ткань. Она очень хорошо приспособлена к тому, чтобы сопротивляться любым деформациям. Матрикс хряща обладает упругостью и способностью демпфировать ударные нагрузки, часто возникающие между суставными поверхностями костей в местах их соприкосновения. Коллагеновые волокна способны сопротивляться достаточно большим растягивающим нагрузкам, которым часто подвергается эта ткань.

Различают три типа хряща. Для каждого из них характерен свой, отличный от других, состав органических компонентов матрикса.

ГИАЛИНОВЫЙ ХРЯЩ (РИС. 6.25). «Гиалин» означает стекловидный или блестящий. Матрикс этого хряща представляет собой полупрозрачное вещество, в котором проходят тонкие коллагеновые волокна. Периферические хондроциты уплощены, а расположенные ближе к центру имеют угловатую форму. Каждый хондроцит окружен свободным пространством, называемым **лакуной**, в каждой из которых могут находиться один, два, четыре или восемь хондроцитов.

В отличие от остеоцитов у хондроцитов нет отростков, выступающих из лакун в основное вещество; нет здесь и кровеносных сосудов. Обмен веществами между хондроцитами и матриксом происходит путем диффузии.

Гиалиновый хрящ — эластичная ткань, расположенная на концах костей и в носу. С-образные кольца из гиалинового хряща поддерживают стенки воздухоносных путей дыхательной системы (трахея, бронхи и крупные бронхиолы), не давая им спадаться. Из этого хряща состоит так-

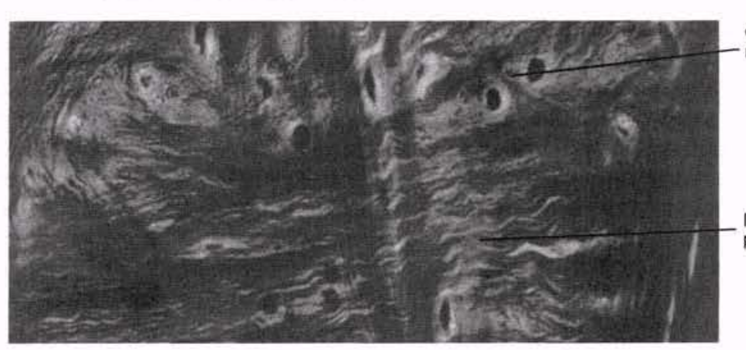


Рис. 6.22. *Белая волокнистая ткань. Состоит главным образом из параллельных пучков коллагеновых волокон. Это прочная и гибкая, но не эластичная ткань. Сухожилия, посредством которых мышцы прикрепляются к костям скелета, состоят почти из одних белых волокон. Белая волокнистая ткань находится также в связках, в склере, в роговице и везде, где необходима прочность.*

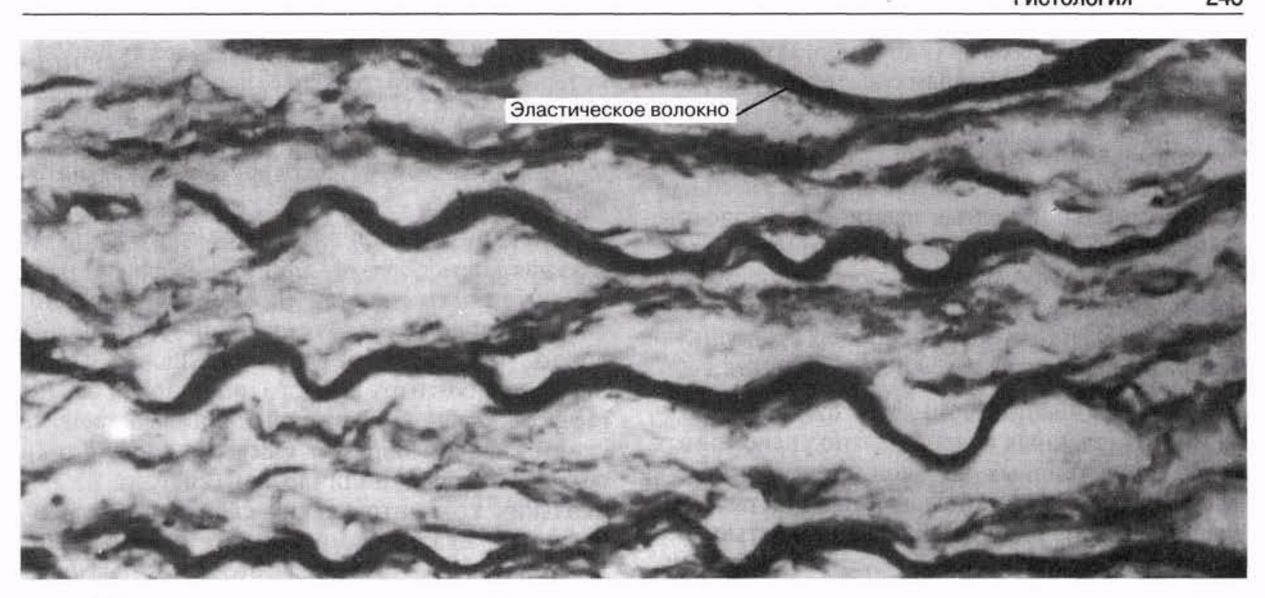


Рис. 6.23. Желтая эластическая ткань образована из переплетений эластических волокон, состоящих из белка эластина. Эти волокна обычно присутствуют в структурах, которым необходима эластичность, — в стенках артерий и в альвеолах легких, а также в связках.

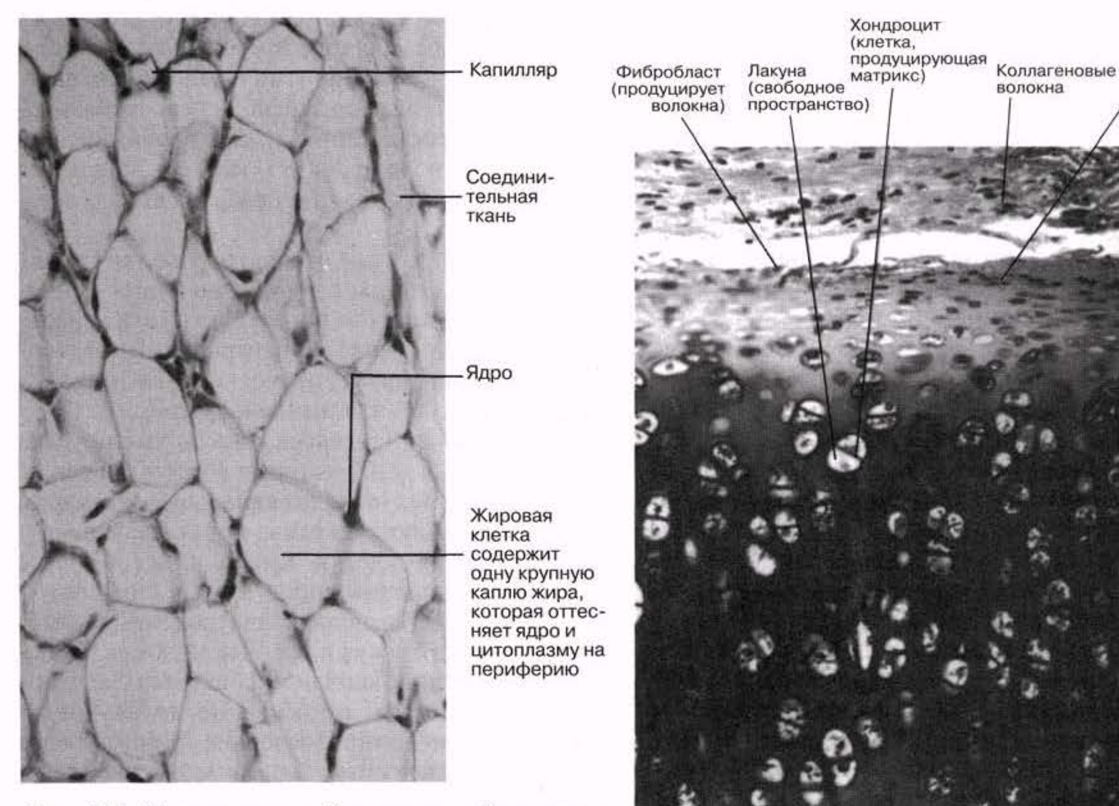


Рис. 6.24. Жировая ткань. Эта ткань содержится в дерме, а также окружает почки и сердце. Она служит энергетическим депо организма, амортизатором и предохраняет от потери тепла.

Рис. 6.25. Гиалиновый хрящ.

же скелет хрящевых рыб (например, акул) и скелет позвоночных с костным скелетом на эмбриональных стадиях развития.

ЖЕЛТЫЙ ЭЛАСТИЧЕСКИЙ ХРЯЩ. Матрикс желтого эластического хряща полупрозрачный и содержит переплетение желтых эластических волокон. Они делают этот хрящ более гибким, чем гиалиновый хрящ, и придают ему способность быстро восстанавливать прежнюю форму в случае ее нарушения. Эластический хрящ образует ушную раковину, евстахиеву трубу и надгортанник.

БЕЛЫЙ ВОЛОКНИСТЫЙ ХРЯЩ. Этот хрящ образован из многочисленных пучков плотно упакованных белых коллагеновых волокон, погруженных в матрикс. Он обладает большей прочностью, чем гиалиновый хрящ, но меньшей гибкостью. Белый волокнистый хрящ образует межпозвоночные диски, где играет роль амортизатора. Он содержится также в лобковом сращении (область между двумя лобковыми костями таза) и в суставных сумках.

Кость

Кость — это основной материал, из которого построен скелет большинства позвоночных животных; она несет **опорные**, **защитные** и некоторые **метаболические функции**. Клетки кости погружены в плотный кальцифицированный матрикс, состоящий примерно на 30% из органических соединений, главным образом из коллагеновых волокон и гликопротеинов, и на 70%— из неорганических солей. Основной неорганический компонент кости составляют игловидные кристаллы гидроксиапатита, $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$ — одной из форм фосфата кальция. В ней содержатся также в различных количествах натрий, магний, калий, хлор, фтор, гидрокарбонат- и цитрат-ионы.

Костные клетки, называемые **остеобластами**, находятся в лакунах, распределенных по всему матриксу. Эти клетки откладывают неорганические компоненты кости. Лакуны соединяются между собой тонкими канальцами, содержащими цитоплазму; через эти канальцы проходят кровеносные сосуды, обеспечивающие обмен различными веществами между остеобластами.

Строение костей приспособлено к тому, чтобы выдерживать деформации сжатия и сопротивляться растягивающим нагрузкам. Благодаря процессам резорбции и реконструкции строение каждой отдельной кости хорошо соответствует любому изменению механических воздействий, которым подвергается животное в процессе своего развития. Высвобождение кальция и фосфата в кровь по мере необходимости регулируется двумя гормонами — **паратгормоном** и **кальцитонином** (гл. 17).

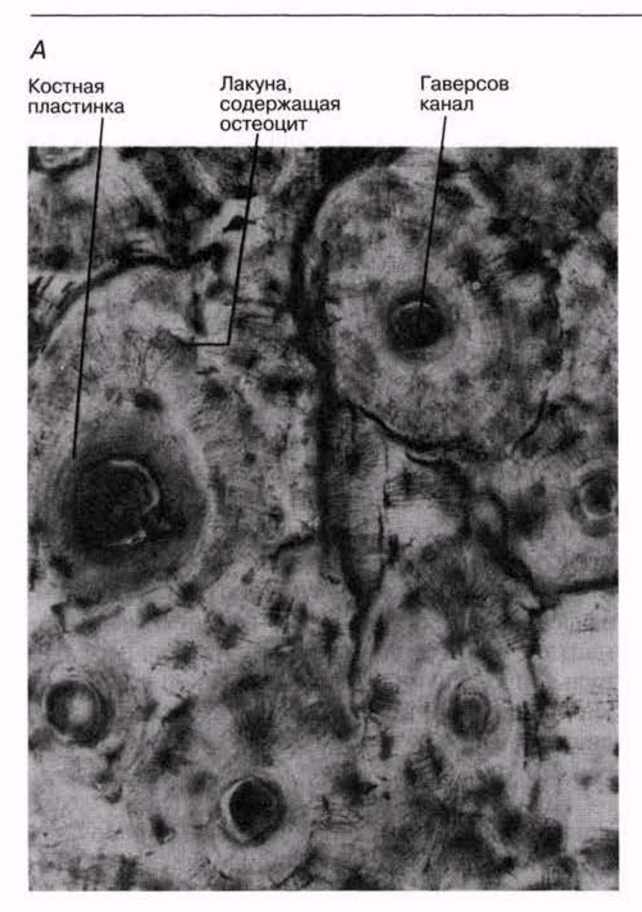
КОМПАКТНАЯ, ИЛИ ПЛОТНАЯ, КОСТЬ (РИС. 6.26). Компактная кость образует длинный диафиз и эпифизы трубчатых костей (костей конечностей). На поперечном срезе компактной кости можно видеть, что она состоит из многочисленных цилиндров; по центру каждого цилиндра проходит **гаверсов канал**. Один такой цилиндр вместе со своим каналом образует **гаверсову систему**, или **остеон**. Каждый цилиндр сам состоит из нескольких концентрических слоев, называемых костными пластинками, и также имеющих цилиндрическую форму; такая структура повышает прочность кости.

Между костными пластинками имеются многочисленные лакуны (пространства), содержащие живые костные клетки — **остеобласты**. Каждая такая клетка способна откладывать кость. По мере своего созревания остеобласты становятся менее активными и в них уменьшается число клеточных органелл. Теперь их называют **остеоцитами**. Если возникает необходимость в структурных изменениях костей, остеоциты активизируются и быстро превращаются в остеобласты.

От каждой лакуны отходит много тонких **канальцев**, по которым проходят цитоплазматические тяжи — отростки остеобластов; эти канальцы могут соединяться с центральным гаверсовым каналом, с другими лакунами или тянуться от одной костной пластинки к другой.

Через каждый гаверсов канал проходят одна артерия и одна вена, которые разветвляются на капилляры и подходят по канальцам к лакунам данной гаверсовой системы. Они обеспечивают поступление в клетки питательных веществ и O_2 и отток конечных продуктов метаболизма и CO_2. Каждый гаверсов канал содержит также лимфатический сосуд и нервные волокна. Поперечные гаверсовы каналы сообщаются с костномозговой полостью, а также с продольными гаверсовыми каналами. Последние содержат более крупные кровеносные сосуды и не окружены концентрическими костными пластинками.

Матрикс компактной кости состоит из коллагена, вырабатываемого остеобластами, и гидроксиапатита; кроме того, в него входят магний,



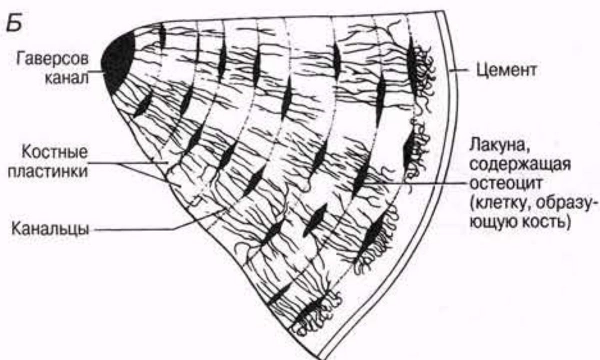


Рис. 6.26. А. Фрагмент поперечного среза длинной трубчатой кости. Б. Схематическое изображение гаверсовой системы на поперечном срезе. Эта система образует цилиндр. Наличие в каждом цилиндре многочисленных пластинок придает кости, несмотря на ее небольшой вес, большую прочность.

натрий, карбонаты и нитраты. Такое сочетание органических и неорганических материалов создает очень прочную структуру.

Костные пластинки расположены таким образом, чтобы кость могла выдерживать действующие на нее силы и те нагрузки, которые ей приходится нести.

Снаружи кость покрыта слоем плотной соединительной ткани — **надкостницей**, или **периостом**. Пучки коллагеновых волокон, идущих от надкостницы, врастают в кость, прочно связывая ее с надкостницей, и создают надежную основу для прикрепления сухожилий. Внутренняя область надкостницы содержит большое число кровеносных сосудов, и в ней формируется слой клеток, которые могут дифференцироваться в остеобласты.

ГУБЧАТАЯ КОСТЬ. Губчатая кость представляет собой сеть из тонких анастомозирующих костных элементов, называемых **трабекулами**. Ее матрикс содержит меньше неорганического материала (60–65%), чем матрикс компактной кости. Органический материал образован в основном коллагеновыми волокнами. Пространства между трабекулами заполнены мягким костным мозгом.

Трабекулы ориентированы в направлении, в котором на кость воздействует нагрузка. Это придает кости устойчивость к напряжению и сжатию при минимальной массе.

Губчатая кость имеется у зародышей и растущих организмов, а также в эпифизах длинных костей у взрослых организмов.

6.5. Мышечная ткань

На долю мышечной ткани приходится до 40% массы тела млекопитающего. Она состоит из высокоспециализированных сократимых клеток или волокон, соединенных между собой соединительной тканью. В организме имеется три типа мышц: **поперечнополосатые** (произвольные или скелетные), гладкие (непроизвольные) и **сердечная мышца**. Более подробные сведения о поперечнополосатых мышцах можно найти в гл. 18, а о сердечной мышце — в гл. 14.

6.6. Нервная ткань

Нервная ткань состоит из плотно упакованных **нервных клеток** (или **нейронов**), которые специализируются на проведении нервных импульсов. Кроме того, имеются также рецепторные клетки и шванновские клетки (см. ниже). Нервная ткань часто бывает окружена соединительной тканью, содержащей кровеносные сосуды.

6.6.1. Нейроны

Функциональными единицами нервной системы служат нейроны. Они способны передавать нервные импульсы, что делает возможной коммуникацию между **рецепторами** (клетками или органами, воспринимающими раздражение) и **эффекторами** (тканями или органами, отвечающими на раздражение, например мышцы или железы; рис. 6.27). Нейроны, передающие импульсы в центральную нервную систему (головной и спинной мозг), называют **сенсорными нейронами**, тогда как **моторные нейроны** передают импульсы от центральной нервной системы. Нередко сенсорные нейроны бывают связаны с моторными при помощи **вставочных (промежуточных) нейронов**. Строение этих нейронов и их альтернативные названия представлены на рис. 6.28.

Каждый нейрон состоит из **тела клетки** (рис. 6.28), содержащего ядро и основную часть других органелл клетки, и из различного числа отходящих от него **нервных отростков**. В теле клетки находится также вещество (или тельца) Ниссля, состоящее из рибосом и гранулярного эндоплазматического ретикулума, связанных с белковым синтезом, и аппарат Гольджи (рис. 6.29).

Нервные отростки, проводящие импульсы к телу клетки, называют **дендронами** (см. рис. 6.27). Это небольшие, относительно короткие отростки, разветвляющиеся на концах на тонкие терминальные веточки — **дендриты** (от греч. déndron — дерево). Нервные отростки, проводящие импульсы от тела нейрона к другим клеткам или органам, называют **аксонами**; они тоньше дендритов и могут достигать нескольких метров в длину.

Дистальный участок аксона распадается на многочисленные тонкие веточки со вздутиями на концах, называемыми **синаптическими бляшками**. Эти бляшки непосредственно не контактируют с телом соседней нервной клетки. Между синаптической бляшкой и телом соседней клетки остается узкая щель, через которую должно пройти химическое вещество — **нейромедиатор**, чтобы стимулировать эту нервную клетку (или эффектор). Нейромедиатор выделяется из синаптической бляшки в ответ на нервный импульс, проходящий по аксону. Такой специализированный функциональный контакт между двумя возбудимыми клетками называется **синапсом** (см. рис. 6.27).

Некоторые нервные волокна целиком покрыты жироподобной **миелиновой оболочкой**, играющей роль изолятора. Она образуется осо-

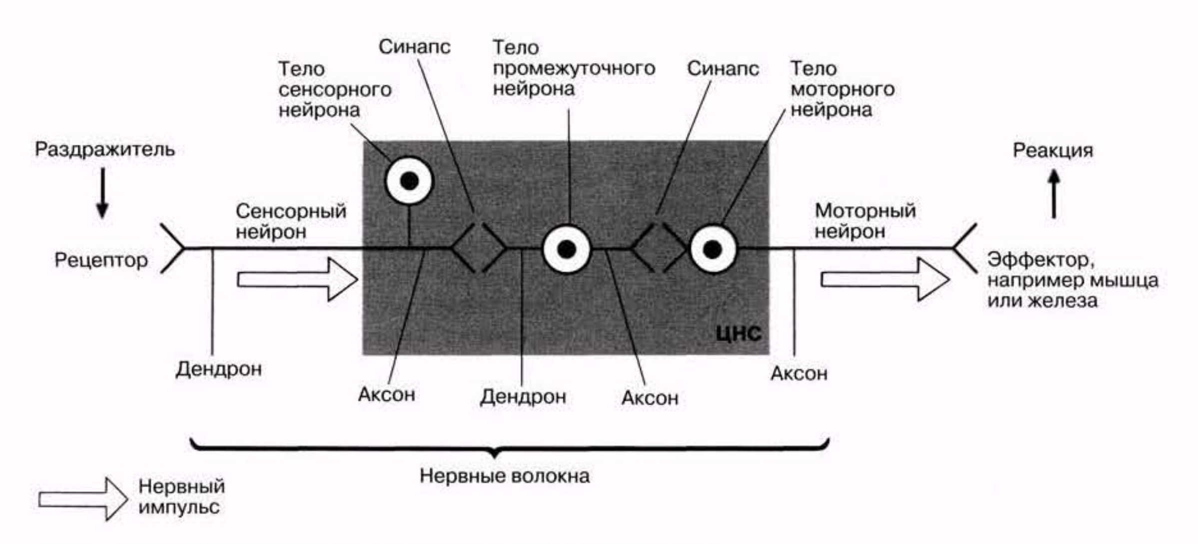
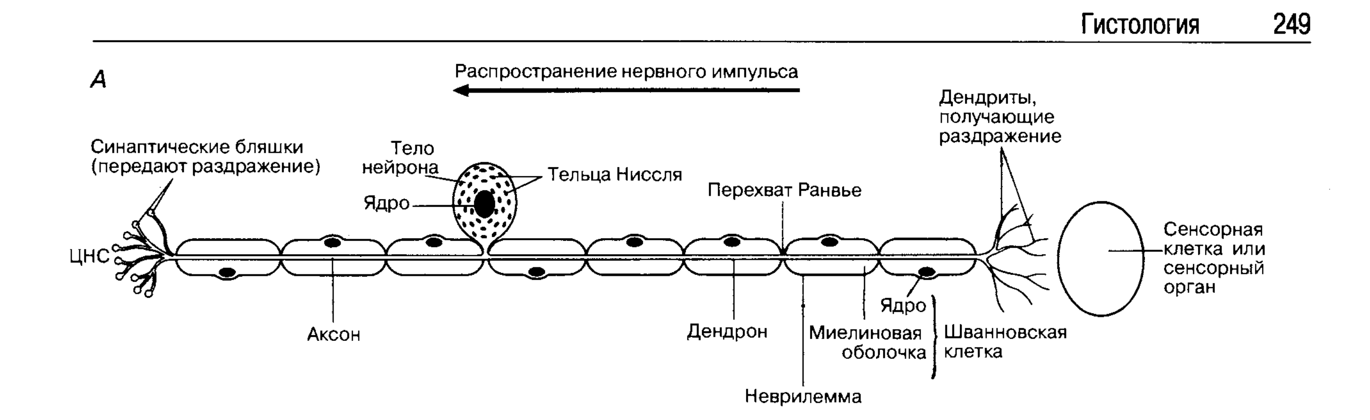
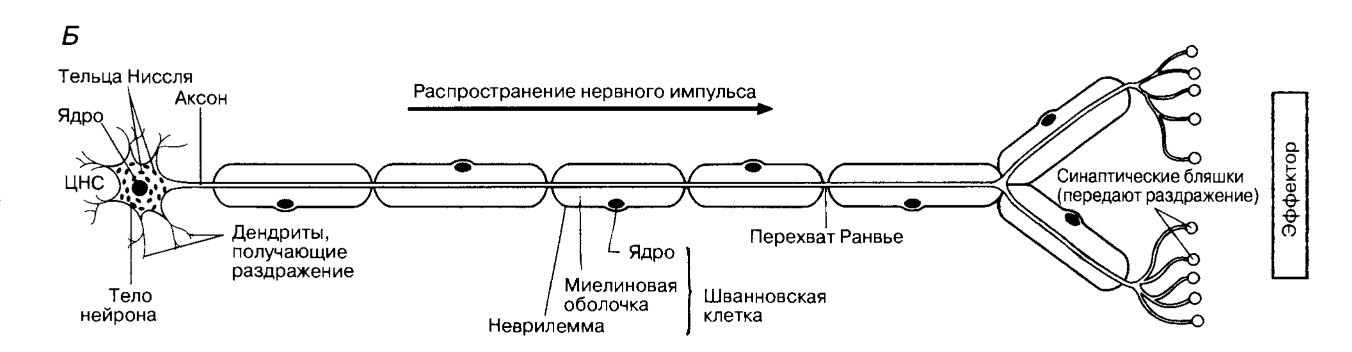


Рис. 6.27. Упрощенная схема прохождения нервного импульса. Альтернативные названия нейронов: ***сенсорный нейрон*** *— афферентный нейрон, рецепторный нейрон;* ***моторный нейрон*** *— эфферентный нейрон, эффектор;* ***интернейрон*** *— промежуточный нейрон, контактный нейрон, вставочный нейрон. Пользуйтесь лишь одним названием для каждого!*





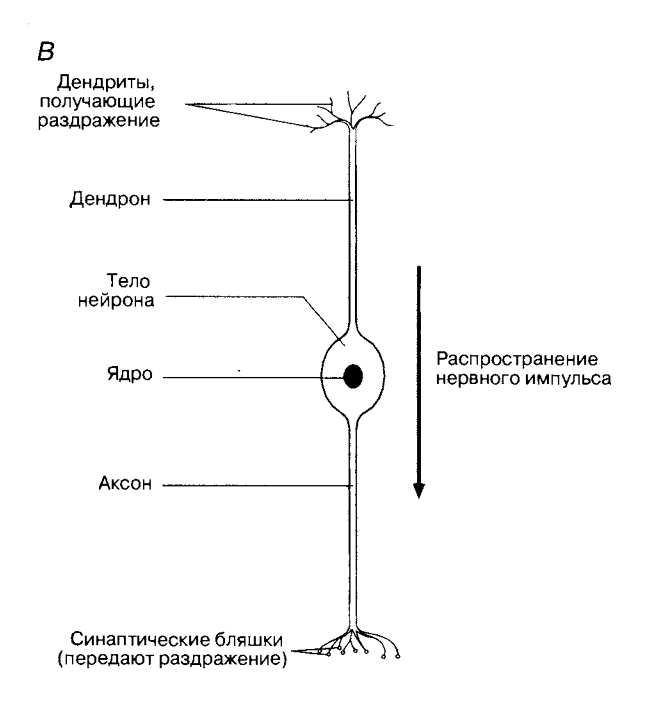


Рис. 6.28. *Схематическое изображение сенсорного нейрона (А), моторного нейрона (Б) и промежуточного нейрона (В).*

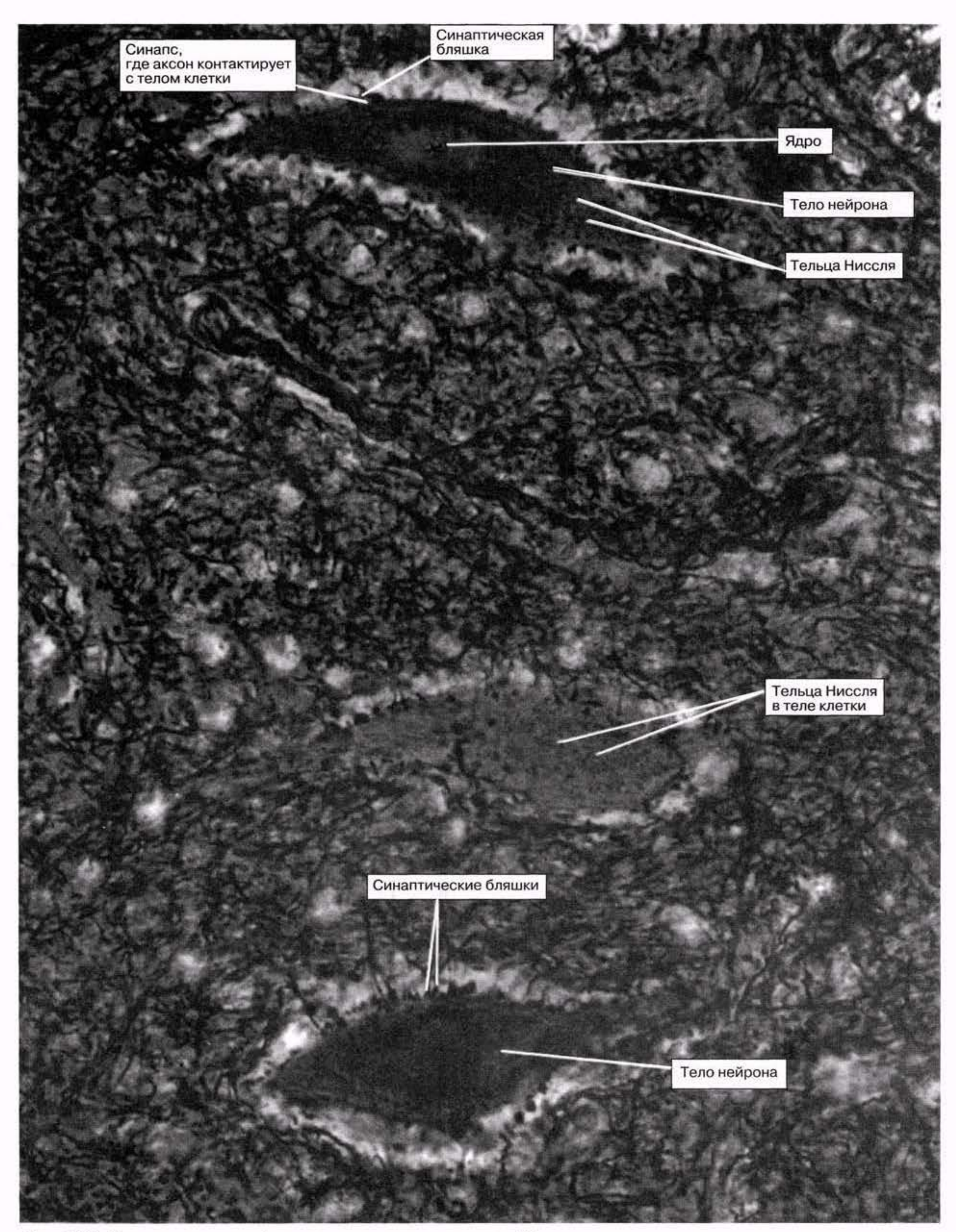


Рис. 6.29. Клеточные тела нейронов с синапсами и тельцами Ниссля.

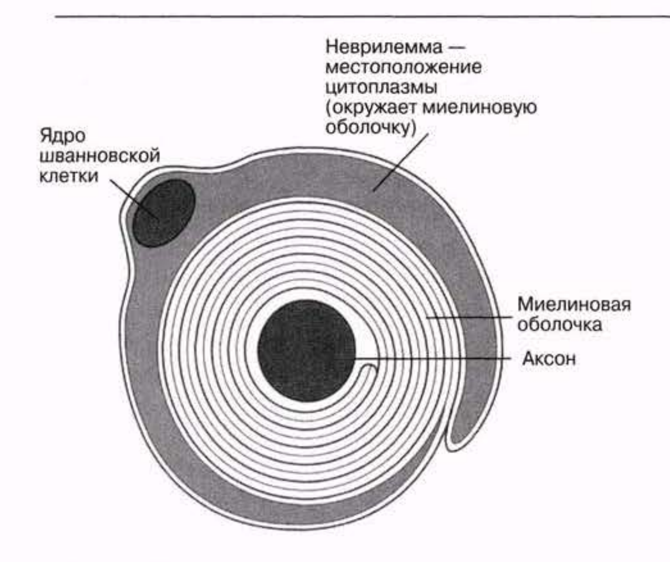


Рис. 6.30. Схематическое изображение миелинизированного нервного волокна.

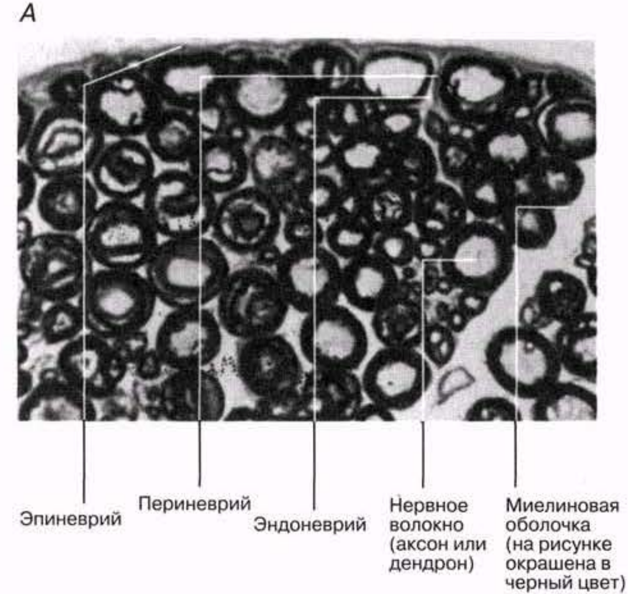
быми **шванновскими клетками**. Наружная оболочка этих клеток растягивается и многократно обертывает нервное волокно, подобно свернутому ковру (рис. 6.30), образуя миелиновую оболочку. Эта оболочка состоит в основном из липидов; белок, содержащийся обычно в мембранах, в ней отсутствует. Цитоплазма сохраняется в области, называемой **неврилеммой**, которая окружает миелиновую оболочку. Эта оболочка, будучи липидной, препятствует движению ионов Na^+ и K^+ из клетки и в клетку. Приток и отток этих ионов необходим для проведения нервных импульсов, так что если бы оболочка была непрерывной, передача нервных импульсов была бы невозможна. Однако миелиновая оболочка прерывается через регулярные промежутки (примерно через 1 мм) **перехватами Ранвье** (см. рис. 6.28). Эти перехваты расположены между шванновскими клетками, так что между каждыми двумя перехватами можно видеть одно ядро шванновской клетки.

Нервные волокна, окруженные миелиновой оболочкой (например, спинномозговые нервы), называют **миелинизированными**, а лишенные такой оболочки, — **немиелинизированными**. У последних нет перехватов Ранвье и они окружены шванновскими клетками лишь частично. При некоторых болезнях, например при болезни Тея–Сакса, происходит разрушение миелиновых оболочек.

6.6.2. Нервы

Нервы состоят из пучков нервных волокон, окруженных соединительнотканной оболочкой — **эпиневрием**. Направленные внутрь выросты эпиневрия, называемые **периневрием**, делят пучок нервных волокон на более мелкие пучки, а каждое отдельное волокно покрыто собственной со-

А



Б

Сенсорный нейрон
Эпиневрий
Периневрий
К ЦНС
От ЦНС
Моторный нейрон
Эндоневрий

Рис. 6.31. Схематические изображения миелинизированного нервного волокна в поперечном разрезе (А) и участка такого волокна (Б).

единительнотканной оболочкой — **эндоневрием** (рис. 6.31). Нервы делят на два типа в зависимости от того, в каком направлении они передают импульсы. **Сенсорные**, или **афферентные**, **нервы**, такие как обонятельный, зрительный, слуховой, передают импульсы *в* центральную нервную систему, а **эфферентные**, или **моторные**, **нервы**, такие как глазодвигательный, отводящий или блоковый, — *от* центральной нервной системы. Смешанные нервы передают импульсы в обоих направлениях (например, все спинномозговые, или спинальные, нервы).

Проведение нервных импульсов рассматривается в гл. 17.

7

АВТОТРОФНОЕ ПИТАНИЕ

Главы 7 и 8 посвящены **питанию** — процессу *приобретения* энергии и веществ. В гл. 9 мы рассмотрим **дыхание**, в процессе которого из богатых энергией соединений, полученных в результате потребления пищи, *высвобождается* энергия.

7.1. Почему живые организмы нуждаются в энергии?

Понятие энергии можно определить как **способность производить работу**. Все живые организмы можно рассматривать как работающие машины, постоянно нуждающиеся в притоке энергии. Это необходимо им для того, чтобы продолжать работать и, таким образом, поддерживать свою жизнь. Энергия не исчезает и не создается вновь, а из одной формы переходит в другую (**закон сохранения энергии**). Формы энергии могут быть самые разнообразные: химическая, тепловая, электрическая, световая или звуковая. В качестве простого примера перехода энергии из одной формы в другую можно привести горение спички, при котором в спичечной головке происходит трансформация химической энергии в тепловую, световую и звуковую

Перечислим некоторые процессы, для которых живым организмам требуется энергия:

1) синтез веществ для роста и репарации, например синтез белков;
2) активный транспорт веществ в клетку и из нее против градиентов диффузии, например работа (Na^+, K^+)-насоса (разд. 5.9.8);
3) фагоцитоз, пиноцитоз и экзоцитоз (разд. 5.9.8).
4) электрическая передача нервных импульсов;
5) механическое сокращение мышц и биение жгутиков и ресничек;
6) тепловая энергия, высвобождаемая при дыхании, идет на поддержание постоянной температуры тела у птиц и млекопитающих;
7) биолюминесценция — образование света живыми организмами, такими как светляки и некоторые морские глубоководные животные;
8) электрический разряд, например у электрического угря.

Роль АТФ как переносчика энергии в клетках описывается в разд. 9.2.

7.2. Классификация организмов в соответствии с источниками энергии и углерода

Как было сказано выше, питание это — приобретение и **энергии,** и **вещества**. Самым главным элементом, необходимым всем живым организмам, является углерод (разд. 3.1). Живые организмы могут быть сгруппированы на основе источников **энергии** или **углерода**.

Источники энергии

Несмотря на многообразие форм существования энергии, только две из них — **световая** и **химическая** — пригодны для живых организмов. Орга-

низмы, использующие световую энергию, называются **фотосинтезирующими,** или **фототрофными** (phōtós — свет; trophē — питание); организмы, использующие химическую энергию, называются **хемотрофными**. Фототрофы содержат пигменты, в том числе некоторые формы хлорофилла, способные поглощать световую энергию и превращать ее в химическую

Источники углерода

Организмы, которые используют неорганические источники углерода, а именно диоксид углерода (CO_2), называются **автотрофными** (autós — сам), а организмы, использующие органические источники углерода — **гетеротрофными** (héteros — другой). В отличие от гетеротрофов автотрофы синтезируют собственные органические вещества из простых неорганических соединений.

Данные понятия уже обсуждались в разд. 2.3.4. и суммированы в табл. 2.3. Важный принцип, который из этого следует, состоит в том, что хемотрофы полностью зависят от фотосинтезирующих организмов, поскольку они обеспечивают их энергией, а гетеротрофы полностью зависят от автотрофных организмов, так как эти последние поставляют им углерод.

Самыми значительными группами являются **фотосинтезирующие организмы** (зеленые растения и водоросли) и **хемогетеротрофные организмы** (животные и грибы).

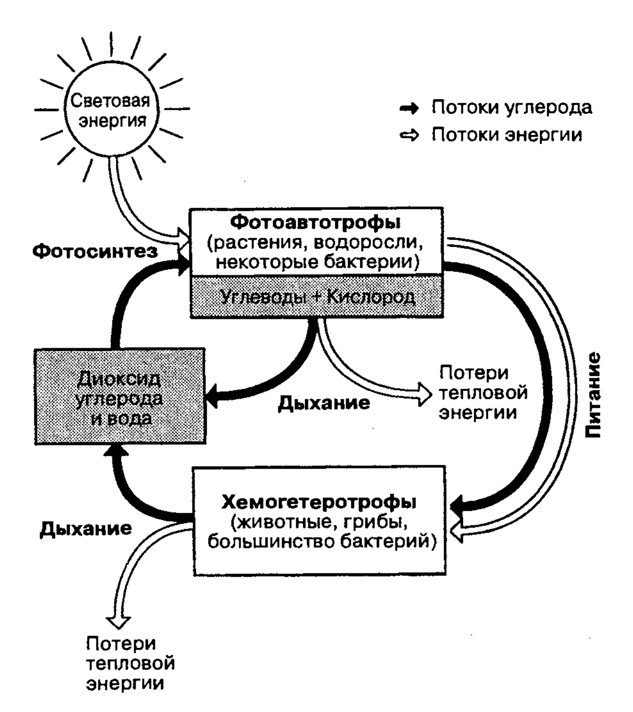


Рис. 7.1. Потоки энергии (белые стрелки) между фотоавтотрофами и хемогетеротрофами, круговорот углерода (черные стрелки) и баланс между фотосинтезом и дыханием. В процессе фотосинтеза световая энергия превращается в химическую, а затем вместе с диоксидом углерода и водой используется для образования органических соединений из неорганических веществ. Органические соединения являются источниками энергии и углерода для хемогетеротрофов. Энергия и диоксид углерода высвобождаются вновь при дыхании — процессе, характерном для всех живых организмов. Любое превращение энергии сопровождается некоторой ее потерей в виде тепла, являющегося в данном случае бесполезным.

> ***7.1.** Дайте определение фотоавтотрофным и хемогетеротрофным организмам.*

Более детальные взаимоотношения между двумя основными группами организмов представлены на рис. 7.1. На этом рисунке схематично показаны направления потоков энергии и круговорот углерода в природе — темы, которые занимают важное место в экологии (гл. 10).

7.3. Значение фотосинтеза

Почти все живое на Земле прямо или косвенно (как в случае с животными) зависит от фотосинтеза. В процессе фотосинтеза создаются источники углерода и энергии, доступные для живых организмов; кроме того, выделяется кислород, жизненно необходимый для аэробных форм жизни. Человечество тоже зависит от фотосинтеза, поскольку пользуется созданными в течение миллионов лет ископаемыми видами топлива.

Из общего количества солнечной радиации, посылаемой к Земле, около половины достигает ее поверхности, остальное поглощается, отражается или рассеивается в атмосфере. При этом только около 50% достигшей Земли радиации может возбуждать фотосинтез и, по приблизительным оценкам, примерно 0,2% используется растениями для синтеза веществ (около 0,5% той энергии, которая фактически достигает листа). Этой небольшой частью доступной энергии, в сущности, поддерживается вся жизнь. Около 40% всего фотосинтеза приходится на мельчайшие водоросли — фитопланктон, живущий в океане.

7.4. Строение листа

У цветковых растений основным фотосинтезирующим органом является лист. В листе, как и во всех живых органах, структура и функция тесно взаимосвязаны. Из уравнения фотосинтеза

$$\underset{\text{Диоксид углерода}}{CO_2} + \underset{\text{Вода}}{H_2O} \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Солнечный свет}} \underset{\text{Углевод}}{(CH_2O)Vn} + \underset{\text{Кислород}}{O_2}$$

можно заключить, что, во-первых, листу требуются источники диоксида углерода и воды, во-вторых, лист должен содержать хлорофилл и быть способным поглощать солнечный свет, в-третьих, кислород улетучивается как побочный продукт, и, наконец, углевод как полезный продукт должен транспортироваться в другие части растения или запасаться. Структура листа прекрасно адаптирована для удовлетворения этих требований. На рис. 7.2 показано внешнее строение листа. Рис. 7.3 дает представление о микроскопическом строении листа двудольного растения. На рис. 7.4 показаны детали строения клетки палисадной паренхимы мезофилла листа. На рис. 7.5 схематично изображен поперечный срез листа двудольного растения. (Рекомендации по зарисовке объектов в световом микроскопе приведены в разд. 5.13.) Строение эпидермиса различных типов листьев представлено на рис. 6.3, а детали строения и функции устьиц обсуждаются в гл. 13.

Строение и функции различных тканей листа двудольного растения представлены в табл. 7.1.

7.2. *Перечислите особенности строения листа, которые обеспечивают его успешное функционирование.*

И последнее, что следует отметить — это расположение листьев, обеспечивающее их минимальное перекрывание. Такое мозаичное расположение особенно заметно у некоторых растений, например у плюща.

Таблица 7.1. Строение и функции листа двудольного растения

Ткань	*Строение*	*Функция*
Верхний и нижний эпидермис	Толщина в одну клетку. Клетки плоские, в них нет хлоропластов. Наружные стенки покрыты восковой кутикулой, образованной кутином. Эпидермис содержит устьица (поры), более многочисленные в нижнем эпидермисе. Каждое устьице образовано парой замыкающих клеток	Защитная Кутин водоустойчив, защищает ткани листа от потери влаги и от инфекций. Через устьица происходит газообмен с окружающей средой. Размеры устьиц регулируются замыкающими клетками — специальными эпидермальными клетками, содержащими хлоропласты
Палисадная паренхима мезофилла	Столбчатые клетки с большим количеством хлоропластов в тонком слое цитоплазмы	Основная фотосинтезирующая ткань. Хлоропласты способны перемещаться к свету
Губчатая паренхима мезофилла	Клетки неправильной формы, расположены свободно, с большими воздушными пространствами между ними (межклетниками)	Фотосинтезирующая ткань, но содержащая меньше хлоропластов, чем столбчатая Газообмен осуществляется через большие межклетники и устьица Содержит запасы крахмала
Проводящая ткань	Сильно разветвленная сеть по всему листу	Проводит воду и минеральные соли по ксилеме в лист Отводит продукты фотосинтеза (в основном сахарозу) по флоэме. Служит «скелетом», поддерживающим листовую пластинку (за счет колленхимы средней жилки листа, тургесцентности клеток мезофилла и в некоторых случаях склеренхимы)



Рис. 7.2. Внешнее строение листа двудольного растения.

Рис. 7.3. Поперечный срез листа бирючины (Ligustrum) в области средней жилки. Бирючина — типичное двудольное растение.

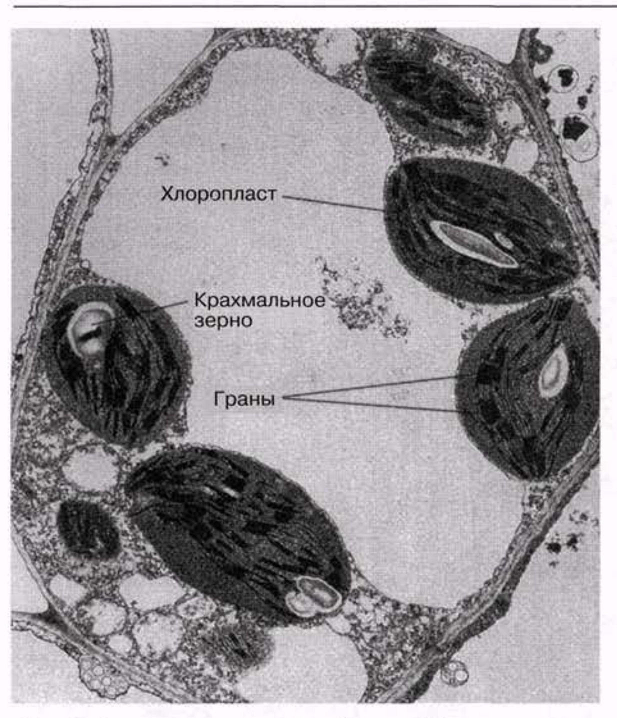


Рис. 7.4. Электронная микрофотография клетки палисадной паренхимы мезофилла (×3000).

7.4.1. Хлоропласты

У эукариот фотосинтез протекает в органеллах, называемых **хлоропластами**. Их число может варьировать от одного (как у одноклеточной водоросли *Chlorella*) до примерно ста (как в клетках палисадной паренхимы). Диаметр хлоропластов составляет 3–10 мкм (в среднем около 5 мкм), поэтому они хорошо видны в световой микроскоп (рис. 5.2 и 7.3). Хлоропласты окружены двойной мембраной, которая образует **оболочку хлоропласта**. Они всегда содержат **хлорофилл** и **другие фотосинтетические пигменты**, расположенные на системе мембран. Мембраны погружены в основное вещество, или **строму**. Детали строения хлоропластов можно выявить при помощи электронного микроскопа. На электронной микрофотографии низкого разрешения (рис. 5.11, 5.13 и 7.4) показан типичный вид хлоропластов в клетке мезофилла. На рис. 7.6 и 7.8 показаны электронные микрофотографии хлоропластов, а на рис. 7.7 схема строения хлоропласта и его мембранных систем. На мембранах протекают **световые реакции** фотосинтеза (разд. 7.6.2). Здесь расположены хлорофилл и другие

Схема строения листа (видимое невооруженным глазом)
Средняя жилка
Листовая пластинка
Участок, показанный ниже
Проводящие пучки (жилки)

Схема строения листа (при малом увеличении светового микроскопа)
Колленхима
Тонкая кутикула
Верхний эпидермис
Хлоропласт
Вакуоль
Ядро
Клетки палисадной паренхимы мезофилла листа (основная фотосинтезирующая ткань)
Клетки губчатой паренхимы мезофилла листа (клетки имеют неправильную форму)
Жилка в продольном разрезе
Проводящий пучок
Протоксилема
Ксилема
Камбий
Флоэма
Обкладка (плотно упакованная паренхима или склеренхима для опоры)
Колленхима средней жилки (для опоры)
Крупный воздушный межклетник
Нижний эпидермис
Тонкая кутикула
Замыкающая клетка (содержит хлоропласты; пара этих клеток контролирует раскрывание и закрывание устьиц)
Устьице (в нижнем эпидермисе их больше; они обеспечивают газообмен)
Воздушное пространство около устьица (для эффективного газообмена)

Рис. 7.5. Схема поперечного среза листа типичного двудольного растения.

Цитоплазма
Цитоплазматические рибосомы (80 S)
Вакуоль
Тонопласт
Оболочка хлоропласта (2 мембраны)
Строма
Рибосомы (70 S)
Ламелла между гранами
Грана
Липидные капли
Крахмальные зерна
Пероксисома
Клеточная стенка
Плазматическая мембрана

Рис. 7.6. Электронная микрофотография хлоропласта (×15 800).

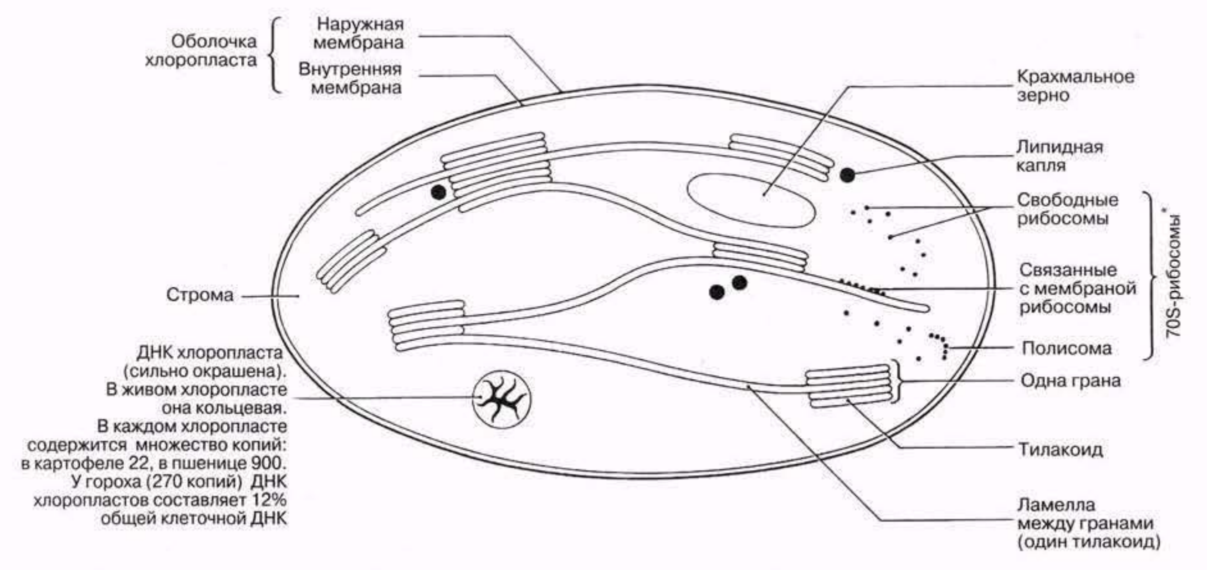


Рис. 7.7. Строение хлоропласта. Для упрощения рисунка система мембран несколько сокращена по своим размерам (— белоксинтезирующий аппарат, подобный прокариотическому).*

пигменты, ферменты и переносчики электронов. Система состоит из множества заполненных жидкостью плоских мешочков, называемых **тилакоидами**; тилакоиды образуют стопки, или **граны**, которые соединены друг с другом ламеллами (одиночными гранами). Каждая грана напоминает стопку монет, а ламелла — пластинку (рис. 7.8). В световом микроскопе граны едва видны в виде мелких зерен.

В строме происходят **темновые реакции** фотосинтеза (разд. 7.6.3). Структура стромы напоминает гель; в ней содержатся растворимые ферменты, в частности ферменты цикла Кальвина, а также сахара и органические кислоты. Избыток углеводов, образуемых в процессе фотосинтеза, запасается в виде крахмальных зерен. С мембранами часто связаны сферические липидные капли. Они становятся крупнее по мере разрушении мембран в процессе их старения. По-видимому, в этих каплях аккумулируются липиды из мембран.

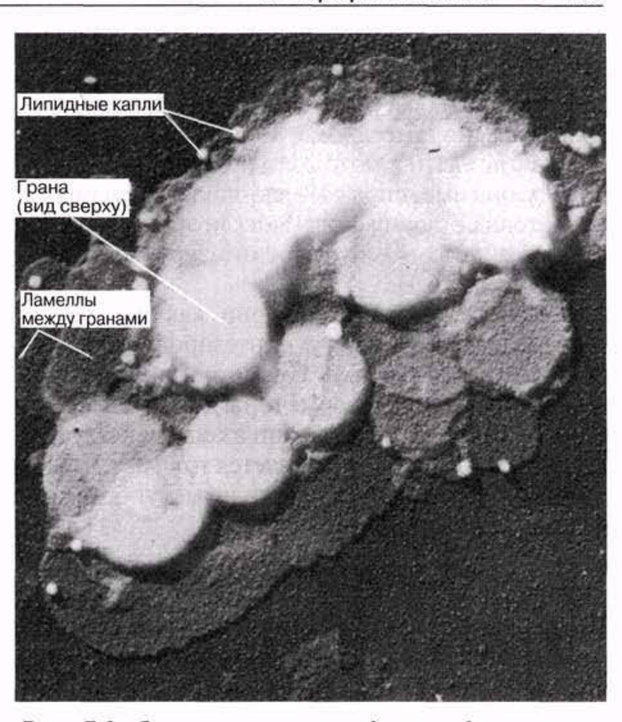


Рис. 7.8. Электронная микрофотография «голого» хлоропласта (с удаленной наружной оболочкой), полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Вид сверху. Ламеллы и граны показаны в трехмерном изображении. Обратите внимание, что ламеллы плоские, как листы бумаги, и соединяют между собой граны. Для приготовления препарата использовалась реплика с напылением.

Белоксинтезирующий аппарат и теория эндосимбиоза

Интересной особенностью хлоропластов помимо фотосинтеза, является их белоксинтезирующий аппарат. В шестидесятых годах XX в. было показано, что и хлоропласты, и митохондрии содержат ДНК и рибосомы. Это навело на мысль, что хлоропласты и митохондрии, возможно, являются прокариотическими организмами, внедрившимися в эукариотическую клетку на ранних этапах развития жизни. Таким образом, в соответствии с **эндосимбиотической теорией** эти органеллы представляют крайнюю форму симбиоза. Некоторые данные в пользу этой теории приведены в табл. 7.2.

Таблица 7.2. Сравнение прокариот, хлоропластов и митохондрий с эукариотами

	Прокариоты, хлоропласты, митохондрии	*Эукариоты*
ДНК	Кольцевая Не организована в хромосомы Не находится в ядре	Линейная Организована в хромосомы Находится в ядре
Рибосомы	Небольшие (70 S)	Крупные (80 S)
Устойчивость к антибиотикам	Синтез белка ингибируется хлорамфениколом, но не циклогексимидом	Синтез белка ингибируется циклогексимидом, но не хлорамфениколом
Средний диаметр	Прокариотическая клетка: 0,5–10 мкм Хлоропласт: 1–10 мкм Митохондрия: 1 мкм	Эукариотическая клетка: 10–100 мкм

Фотосинтезирующие бактерии (прокариоты) не содержат хлоропластов. Их фотосинтетические пигменты расположены на мембранах, разбросанных по цитоплазме. Таким образом, целая клетка становится похожей на один хлоропласт, причем она имеет практически такие же размеры. В настоящее время полагают, что хлоропласты являются потомками фотосинтезирующих бактерий (разд. 2.6.1).

Хлоропласты и митохондрии, как было показано, действительно могут синтезировать некоторые собственные белки. При этом для выполнения этой задачи некоторые гены должны переместиться в ядро клетки, где они взаимодействуют с ядерной ДНК. Этим объясняется тот факт, что ни хлоропласты, ни митохондрии не могут более существовать независимо.

7.5. Пигменты фотосинтеза

Пигменты фотосинтеза у высших растений подразделяются на два класса: **хлорофиллы** и **каротиноиды**. Основное назначение пигментов — поглощать световую энергию, превращая ее затем в химическую энергию. Пигменты располагаются на мембранах хлоропластов (тилакоидах), а хлоропласты в клетке обычно ориентируются таким образом, чтобы мембраны находились под прямым углом к источнику света (для максимального поглощения света).

7.5.1. Хлорофиллы

Хлорофиллы поглощают в основном красный и сине-фиолетовый свет, зеленый свет ими отражается, что и придает растениям специфическую зеленую окраску, если она не маскируется другими пигментами. На рис. 7.9 приведены спектры поглощения хлорофиллов *a* и *b* в сравнении с каротиноидами.

В состав молекулы хлорофилла (рис. 7.10) входит плоская голова, поглощающая свет, в центре которой расположен атом магния. Этим можно объяснить, почему растения нуждаются в магнии и почему дефицит магния приводит к уменьшению образования хлорофилла и пожелтению листьев растения. Молекула хлорофилла включает в себя еще и длинный гидрофобный (отталкивающий воду) углеводородный хвост. Внутренние мембраны также гидрофобны (раздел 5.9.6), поэтому хвосты «забрасываются» внутрь тилакоидных мембран и служат своеобразным якорем. Гидрофильные головы располагаются в плоскости мембранных поверхностей подобно солнечным бата-

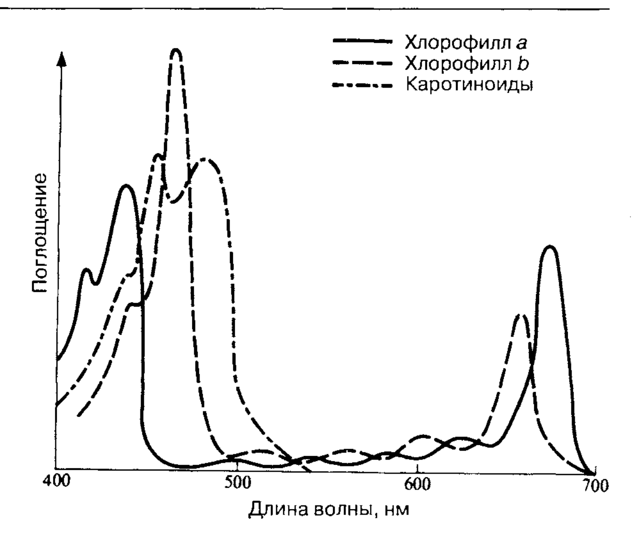


Рис. 7.9. Спектры поглощения хлорофиллов a и b и каротиноидов. Спектры поглощения показывают количество света различных длин волн, поглощенного пигментом.

Плоская квадратная гидрофильная голова с атомом магния в центре

Углеводородный гидрофобный хвост

X—CH_3 в хлорофилле *a*
—CHO в хлорофилле *b*

Рис. 7.10. Строение молекулы хлорофилла

реям. У различных хлорофиллов к головам прикреплены различные боковые цепи, что приводит к изменению их спектров поглощения, увеличивая диапазон длин волн поглощаемого света.

Хлорофилл *а* — наиболее часто встречающийся пигмент фотосинтеза. Он существует в нескольких формах, в зависимости от расположения в мембране. Каждая форма едва отличается по положению пика адсорбции в красной области; например, значения максимума могут составлять 670, 680, 690 или 700 нм.

> **7.3.** *В чем различия между спектрами поглощения хлорофиллов a и b?*

7.5.2. Каротиноиды

Каротиноиды — это желтые, оранжевые, красные или коричневые пигменты, сильно поглощающие в сине-фиолетовой области. Они называются **вспомогательными пигментами**, поскольку поглощенную ими световую энергию они переносят на хлорофилл. В спектре поглощения каротиноидов (рис. 7.9) обнаруживаются три пика в сине-фиолетовой области. Помимо своей функции как вспомогательных пигментов каротиноиды защищают хлорофиллы от избытка света и от окисления кислородом, образующимся в процессе фотосинтеза. Они хорошо замаскированы зелеными хлорофиллами, но становятся видны в листьях до начала листопада, поскольку хлорофиллы разрушаются первыми. Каротиноиды обнаружены в некоторых цветках и фруктах, у которых яркая окраска привлекает насекомых, птиц и млекопитающих, тем самым обеспечивая успешное опыление и распространение семян; к примеру, красный цвет кожицы у томатов обусловлен наличием в ней каротинов.

Каротиноиды бывают двух типов: каротины и ксантофиллы. Самым распространенным и важным среди каротинов является β-каротин, который знаком нам как оранжевый пигмент моркови. У позвоночных животных в процессе пищеварения этот пигмент расщепляется на две молекулы витамина А.

7.5.3. Спектры поглощения и спектры действия

Изучая такой процесс, как фотосинтез, который активируется светом, важно определить спектры

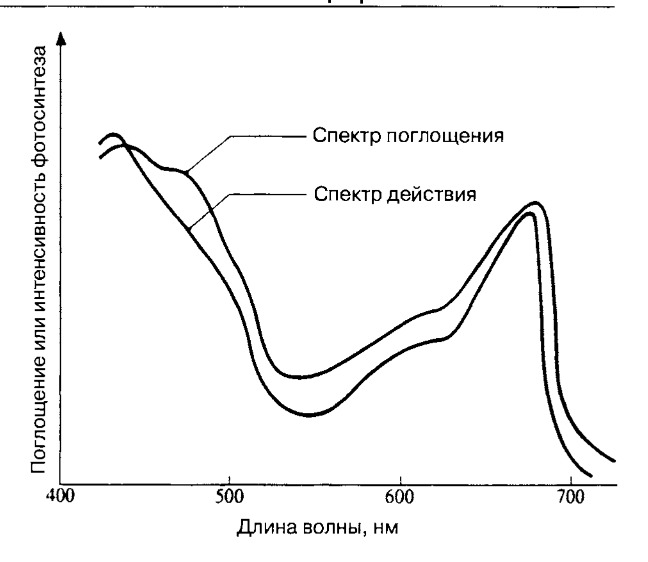


Рис. 7.11. Сравнение спектра действия фотосинтеза со спектром поглощения фотосинтетических пигментов.

действия данного процесса для идентификации вовлеченных в него пигментов. **Спектр действия** представляет собой график, показывающий зависимость эффективности изучаемого процесса от воздействия света с различными длинами волн. **Спектр поглощения** представляет собой график зависимости относительного количества поглощенного пигментом света от различной длины волны. На рис. 7.11 показаны спектр действия фотосинтеза и спектр поглощения для комбинированных фотосинтетических пигментов. Обратите внимание на большое сходство представленных графиков, а это значит, что за поглощение света при фотосинтезе ответственны пигменты, и в особенности хлорофилл.

7.5.4. Возбуждение хлорофилла светом

Когда молекула хлорофилла или другого фотосинтетического пигмента поглощает свет, говорят, что она перешла в возбужденное состояние. Энергия света используется для перевода электронов на более высокий энергетический уровень. Энергия света улавливается хлорофиллом и преобразуется в химическую энергию. Возбужденное состояние хлорофилла неустойчиво, и его молекулы стремятся вернуться в обычное (устойчивое) состояние. Например, если через раствор хлорофилла пропустить свет, а затем понаблюдать за ним в темноте, то мы увидим, что

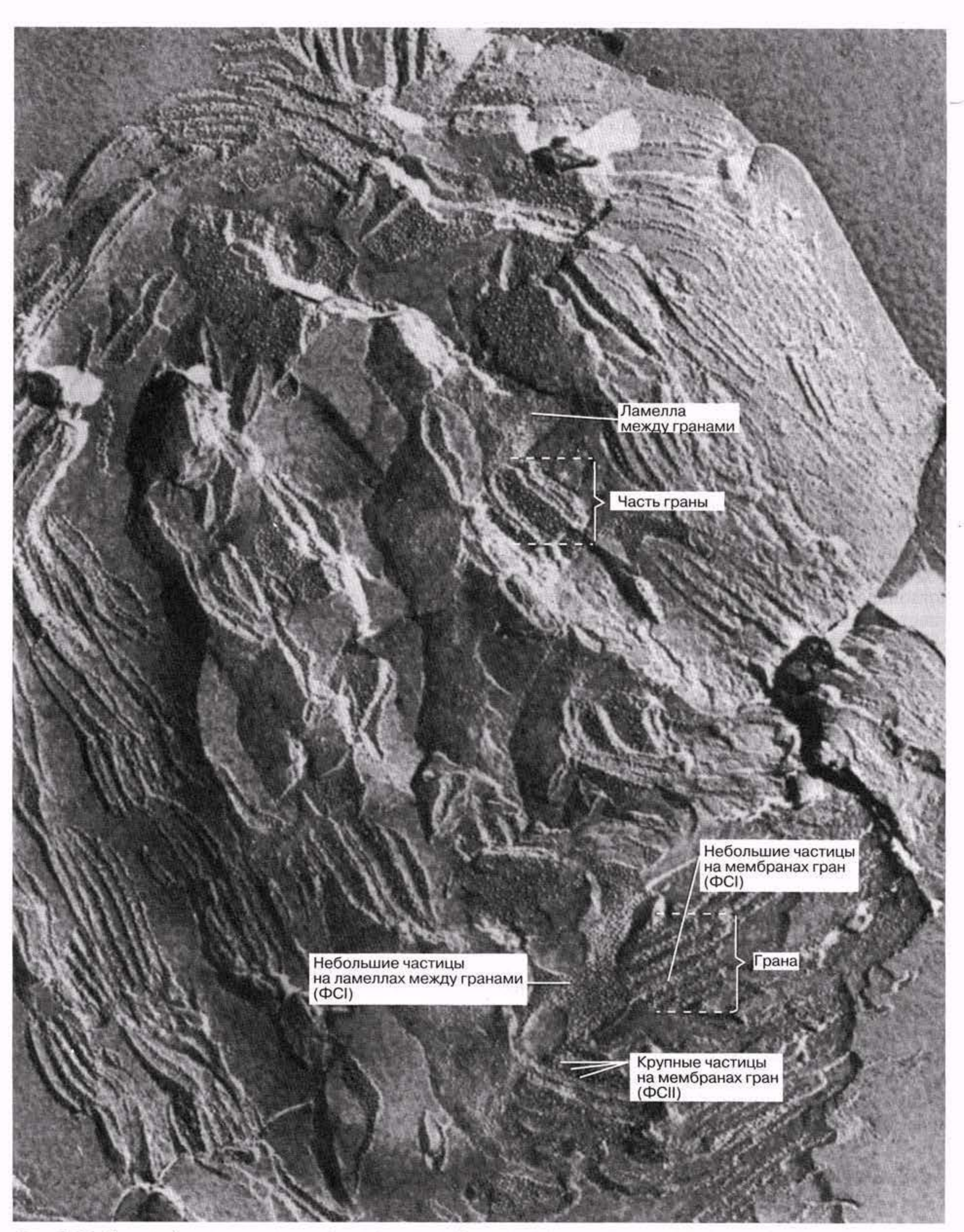


Рис. 7.12. Тилакоиды хлоропласта, полученные методом замораживания–скалывания. Видна поверхность скола мембран. Обратите внимание на частицы, покрывающие поверхность мембран – это фотосистемы. Частицы ФСI меньше частиц ФСII.

раствор флуоресцирует. Это происходит потому, что избыточная энергия возбуждения преобразуется в свет с большей длиной волны (и меньшей энергией), при этом остаток энергии теряется в виде тепла. Возбужденные электроны возвращаются в свое обычное низкоэнергетическое состояние. В живом растении высвобождаемая энергия может переходить к другой молекуле хлорофилла (см. ниже). При этом возбужденный электрон может переходить от молекулы хлорофилла к другой молекуле, называемой **акцептором электронов**. Поскольку электрон отрицательно заряжен, то после его «ухода» в молекуле хлорофилла остается положительно заряженная «дырка».

$$\underset{\text{(Восстановленная форма)}}{\text{Хлорофилл}} \xrightarrow{\text{Энергия света}} \underset{\text{(Окисленная форма)}}{\text{Хлорофилл}^+} + \underset{\text{Электрон}}{e^-}$$

Процесс отдачи электронов называется **окислением**, а процесс их приобретения — **восстановлением**. Следовательно, хлорофилл окисляется, а акцептор электронов восстанавливается. Хлорофилл замещает утраченные электроны за счет низко энергетических электронов других молекул, называемых **донорами электронов**.

Первые стадии процесса фотосинтеза включают в себя перемещение и энергии, и возбужденных электронов между молекулами в рамках фотосистем, описываемых ниже.

7.5.5. Фотосистемы

Молекулы хлорофилла и вспомогательных пигментов расположены в фотосистемах, подразделяемых на два типа: **фотосистемы I и II (ФСI и ФСII)**. Эти фотосистемы можно обнаружить в виде частиц в составе тилакоидных мембран (рис. 7.12). Каждая из таких частиц содержит пигментные молекулы, организованные в так называемый **антенный**, или **светособирающий комплекс**.

В состав светособирающего комплекса входят 200–300 пигментных молекул, которые накапливают световую энергию, как это показано на рис. 7.13. Различные пигменты улавливают свет с различной длиной волны, что делает этот процесс более эффективным. Вся энергия передается от молекулы к молекуле и, в конце концов, на специализированную форму хлорофилла *a*, известную как P_{700} в ФСI и P_{680} в ФСII. P_{700} и P_{680} — это пигменты (P), у которых максимумы пиков в спектрах поглощения составляют соответственно 700 и 680 нм (оба пика в красной области спектра).

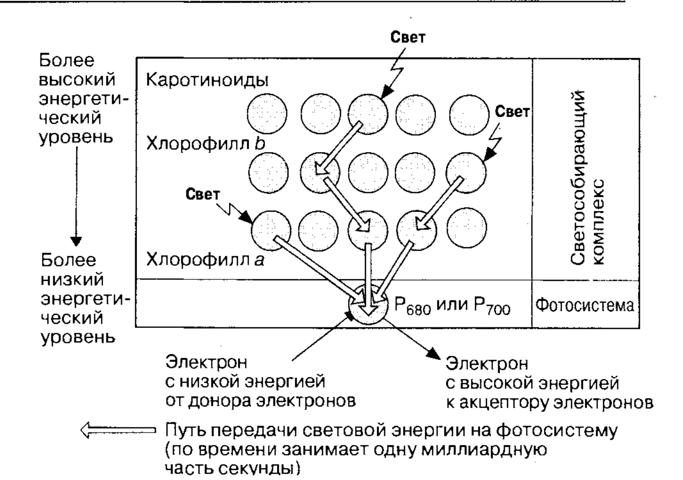


Рис. 7.13. Схематическое представление фотосистемы. Свет может поглощаться любой молекулой пигмента в светособирающем комплексе. Фотосистема располагается в тилакоидах. Два типа фотосистем видны на рис. 7.12 как частицы двух разных размеров.

В результате поглощения энергии молекулы хлорофиллов P_{700} и P_{680} переходят в «возбужденное» состояние и становятся источниками электронов, обладающих высокой энергией (как описывалось выше). Судьба этих электронов будет обсуждаться ниже (разд. 7.6.2). Теперь мы можем рассмотреть суммарный процесс фотосинтеза.

7.6. Биохимия фотосинтеза

Для описания процесса фотосинтеза обычно используется следующее уравнение:

$$\underset{\text{Диоксид углерода}}{6CO_2} + \underset{\text{Вода}}{6H_2O} \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Энергия света}} \underset{\text{Сахар (напр., глюкоза)}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{Кислород}}{6O_2}$$

В таком виде уравнение удобно использовать, если надо показать образование одной молекулы сахара, однако это лишь суммарное отображение многих событий. Более подходящей формой записи является уравнение:

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Энергия света}} [CH_2O] + O_2$$

Соединения CH_2O не существует в природе, это просто условное обозначение любого углевода.

7.6.1. Источник кислорода

Посмотрев на суммарное уравнение фотосинтеза, мы вправе задаться вопросом: какое соедине-

ние — диоксид углерода или вода — служит источником кислорода? Наиболее очевидным кажется ответ, что таким источником является диоксид углерода. Тогда для образования углевода оставшемуся углероду следует только присоединиться к воде. Точный ответ удалось получить в сороковых годах XX в., когда в распоряжении биологов оказались изотопы (приложение 1).

Обычный изотоп кислорода имеет массовое число 16 и обозначается как ^{16}O (8 протонов, 8 нейтронов). Существует еще редкий изотоп с массовым числом 18 (^{18}O). Это стабильный изотоп, но из-за большей, чем у ^{16}O, массы его можно обнаружить, используя масс-спектрометр, аналитический прибор, позволяющий выявлять различия между атомами и молекулами на основе значений их масс. В 1941 г. был проведен эксперимент, результаты которого суммированы в следующем уравнении:

$$CO_2 + H_2{}^{18}O \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Энергия света}} [CH_2O] + {}^{18}O_2$$

Иными словами, источником кислорода является вода. В итоге уравновешенное уравнение выглядит как:

$$CO_2 + 2H_2{}^{18}O \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Энергия света}} [CH_2O] + O_2 + H_2O$$

Это наиболее точное выражение процесса фотосинтеза, которое, кроме того, наглядно показывает, что вода не только используется при фотосинтезе, но и является одним из его продуктов. Данный эксперимент позволил заглянуть глубоко внутрь природы фотосинтеза, показав, что фотосинтез протекает в две стадии, первая из которых состоит в образовании водорода в результате расщепления воды на водород и кислород. Для этого требуется энергия, которую дает свет (поэтому процесс называют **фотолизом**: phōtós — свет; lýsis — расщепление). Кислород высвобождается как побочный продукт. На второй стадии водород взаимодействует с диоксидом углерода, образуя сахар. Присоединение водорода — это пример химической реакции **восстановления** (приложение 1).

Тот факт, что фотосинтез является двухстадийным процессом, был впервые установлен в двадцатых–тридцатых годах XX в. Реакции первой стадии нуждаются в свете, поэтому они называются **световыми реакциями**. Реакции второй стадии света не требуют, поэтому они носят название **темновых реакций**, хотя и протекают на свету! Установлено, что **световые реакции протекают на мембранах хлоропластов**, а **темновые реакции — в строме хлоропластов**.

После того как установили, что темновые реакции фотосинтеза протекают вслед за световыми, в 1950-х годах оставалось только выявить природу этих реакций.

7.6.2. Световые реакции

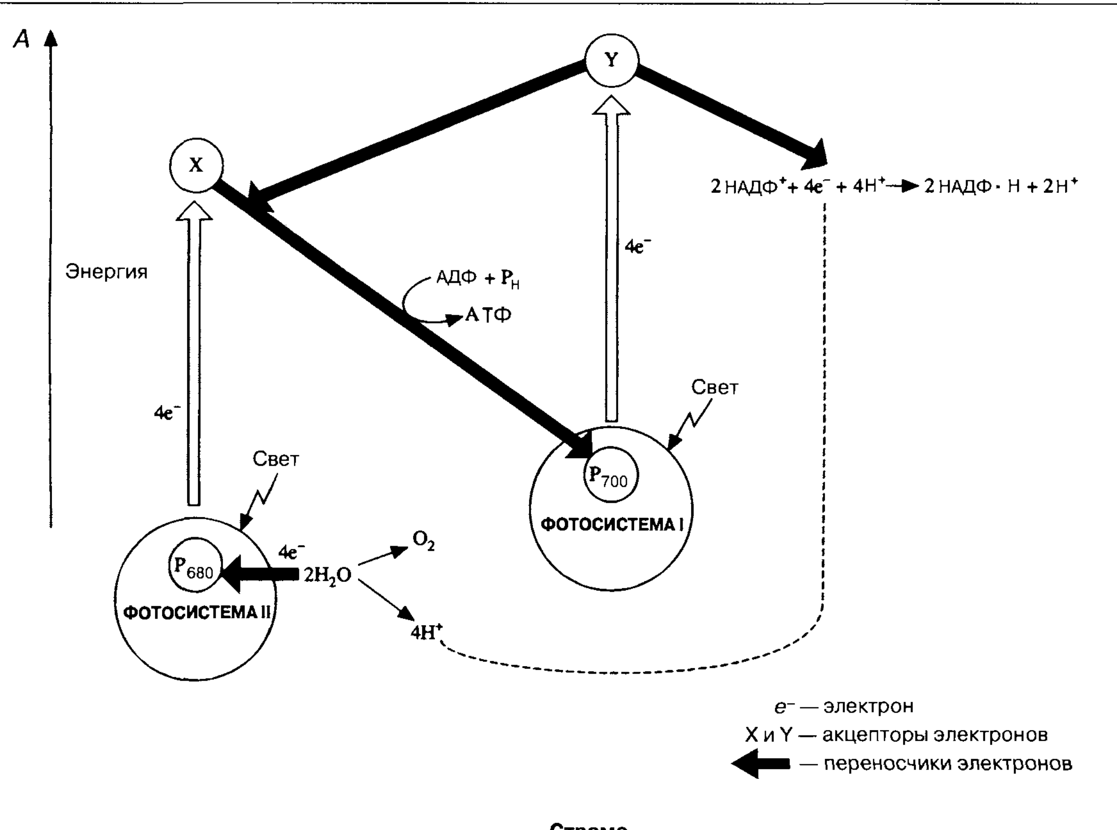
Мы уже убедились, что в процессе фотосинтеза из диоксида углерода и водорода (из воды) в растениях образуются сахара. Этот процесс требует затрат энергии. Энергия и водород поставляются световыми реакциями, в которых синтезируется АТФ (аденозинтрифосфат) — носитель энергии — и восстановленный НАДФ.

АТФ является носителем энергии в клетке. Его строение описывается в разд. 9.2.1, а значение — в конце разд. 9.2.2. НАДФ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат) известен как **переносчик водорода**, который работает так же, как и НАД. Строение НАД и НАДФ приведены на рис. 4.17, а их роль как переносчиков водорода — в разд. 4.5.2. Будет полезно, если вы вначале ознакомитесь с указанным материалом.

АТФ образуется из АДФ путем присоединения к нему еще одного фосфата. Этот процесс носит название **фосфорилирования** (разд. 9.5.4) и требует затраты энергии. При фотосинтезе источником энергии является свет, поэтому процесс называется **фотофосфорилированием**. Водород для восстановления НАДФ получается из воды. Кроме воды, для протекания этого процесса требуется еще и энергия, которую поставляет свет. Роль АТФ и восстановленного НАДФ состоит просто в поставке энергии и водорода для темновых реакций.

Раннее (разд. 7.5.5) мы уже видели, что при освещении фотосистем I и II из молекул хлорофилла, входящих в эти системы, высвобождаются высокоэнергетические электроны. Именно их энергия используется для получения АТФ и восстановленного НАДФ. Механизм этого процесса представлен на рис. 7.14. Схема содержит большой объем информации, поэтому требует внимательного изучения. Обратите внимание, что вертикальная ось отражает энергетический уровень электронов.

Процесс зависит от потока электронов от P_{680} и P_{700}. Поток вызывается энергией, источником



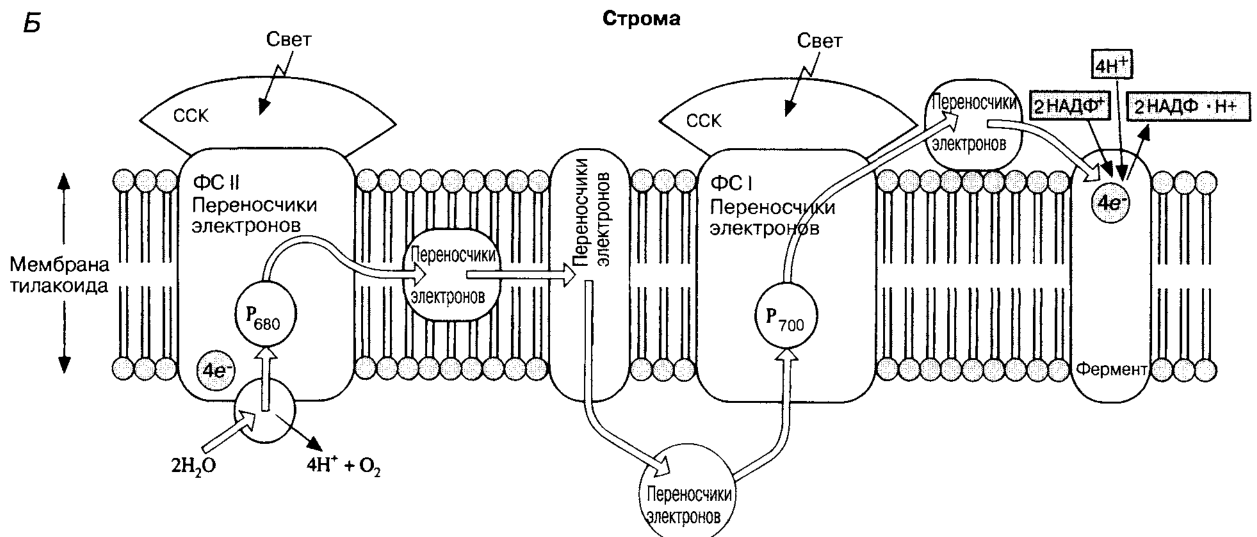


Рис. 7.14. А. Поток электронов (белые стрелки) при циклическом и нециклическом фосфорилировании. По мере продвижения вдоль цепи переноса электроны теряют энергию (см. вертикальную шкалу). Переход электронов с более высокого энергетического уровня на более низкий используется для синтеза АТФ. Для образования одной молекулы кислорода требуется две молекулы воды; при этом высвобождаются четыре электрона, движение которых и приведено на схеме. Б. Взаимосвязь между потоком электронов и переносчиками электронов в плазматической мембране. ССК — светособирающий комплекс.

которой служит свет. Запомните следующее выражение:

$$\underset{\text{(Восстановленная форма)}}{\text{Хлорофилл}} \xrightarrow{\text{Энергия света}} \underset{\text{(Окисленная форма)}}{\text{Хлорофилл}^{+}} + \underset{\text{(Электрон)}}{e^{-}}$$

Во-первых, электрон от P_{680} или P_{700} переходит на более высокий энергетический уровень за счет энергии возбуждения. Вместо того чтобы скатиться обратно в фотосистему и потерять при этом энергию, электрон захватывается акцептором электронов (X или Y на рис. 7.14). Этот процесс представляет собой важное превращение энергии света в энергию химических связей. Таким образом, акцептор электронов восстанавливается, а положительно заряженная (окисленная) молекула хлорофилла остается в фотосистеме. Далее электрон, образно говоря, «путешествует» вниз, т. е. с уменьшением энергии, от одного акцептора электронов к другому, принимая участие в целой серии окислительно-восстановительных реакций. Потеря энергии во время этого перехода **сопряжена** с синтезом АТФ. Путь, проходимый электроном, может быть **циклическим** (с возвращением на исходную позицию) или **нециклическим**, заканчиваясь на образовании НАДФ. Взаимодействие электронов с НАДФ приводит к его восстановлению.

Нециклическое фосфорилирование

Возбужденные электроны от P_{680} (ФСI) и P_{700} (ФСII) восстанавливают, соответственно, акцепторы электронов X и Y и, таким образом, P_{680} и P_{700} становятся положительно заряженными (окисленными). Донором электронов, который обеспечивает восполнение электронов в P_{680} является вода. Вода расщепляется, высвобождая электроны, которые и проникают в P_{680}. При этом высвобождаются также ионы кислорода и водорода. Кислород улетучивается в качестве побочного продукта (рис. 7.14).

Электроны перемещаются от X вдоль цепи переноса электронов, каждый раз теряя некоторое количество энергии при переходе от одного переносчика к другому. В конечном счете они насыщают положительные дыры, оставленные в P_{700}. Энергия потока используется для получения АТФ. Кроме того, электроны движутся вниз по градиенту энергии от Y к НАДФ вдоль цепи переноса электронов, взаимодействуют с ионами водорода (из воды), образуя восстановленный НАДФ.

Циклическое фотофосфорилирование

При циклическом фотофосфорилировании электроны от Y возвращаются обратно к P_{700} по другой цепи переноса электронов. Как и при нециклическом фосфорилировании энергия возбуждения электронов, перемещающихся вдоль этой цепи, направляется на получение АТФ.

В табл. 7.3 перечислены различия между циклическим и нециклическим фотофосфорилированием.

Суммарное уравнение для нециклического фотофосфорилирования выглядит так:

$$H_2O + НАДФ^{+} + 2АДФ + 2Ф_{н} \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Энергия света}} {}^{1}/{}_{2}O_2 + \\ + НАДФ{\cdot}H + H^{+} + 2ATP$$

Дополнительное количество АТФ может образовываться при циклическом фотофосфори-

Таблица 7.3. Сравнение циклического и нециклического фотофосфорилирования

	Нециклическое	*Циклическое*
Путь электронов	Нециклический	Циклический
Первый донор электронов (источник электронов)	Вода	Фотосистема I (P_{700})
Последний акцептор электронов (место назначения электронов)	НАДФ	Фотосистема I (P_{700})
Продукты	*Полезные:* АТФ, восстановленный НАДФ *Побочные:* O_2	*Полезные:* только АТФ
Вовлеченные фотосистемы	I и II	Только I

лировании. Эффективность превращения энергии в ходе световых реакций высока и составляет около 39%.

7.6.3. Темновые реакции

Темновые реакции протекают в строме хлоропластов, не требуют света и контролируются ферментами. В результате этих реакций происходит восстановление диоксида углерода с использованием энергии (АТФ) и восстанавливающей способности (восстановленный НАДФ), произведенных в ходе световых реакций. Последовательность темновых реакций была определена в США Кальвином, Бенсоном и Бессемом в 1946–1953 годах. За эту работу в 1961 г. Кальвин был удостоен Нобелевской премии.

Опыты Кальвина

В своей работе Кальвин использовал изотоп углерода ^{14}C (период полураспада 5570 лет, см. приложение 1), который стал доступен для исследователей только в 1945 г. Кроме того, Кальвин использовал бумажную хроматографию,

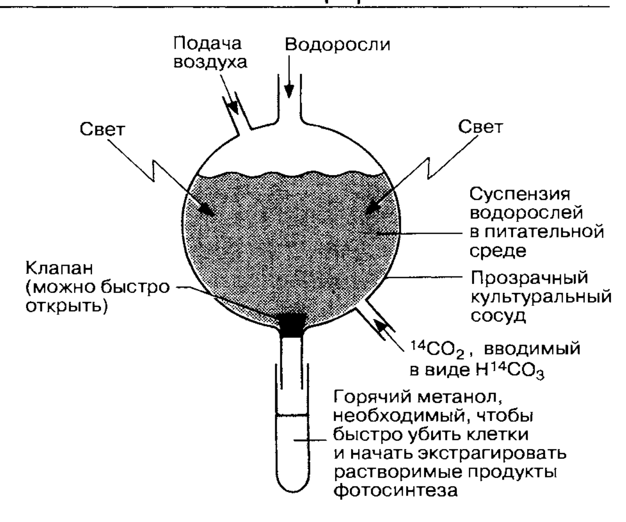


Рис. 7.15. Схема, показывающая принцип устройства аппарата Кальвина типа «леденец на палочке». Он состоит из тонкого прозрачного сосуда, в котором выращивается культура одноклеточных водорослей. В экспериментах по определению пути, проходимому углеродом в процессе фотосинтеза, через суспензию водорослей продували диоксид углерода, содержащий радиоактивный углерод.

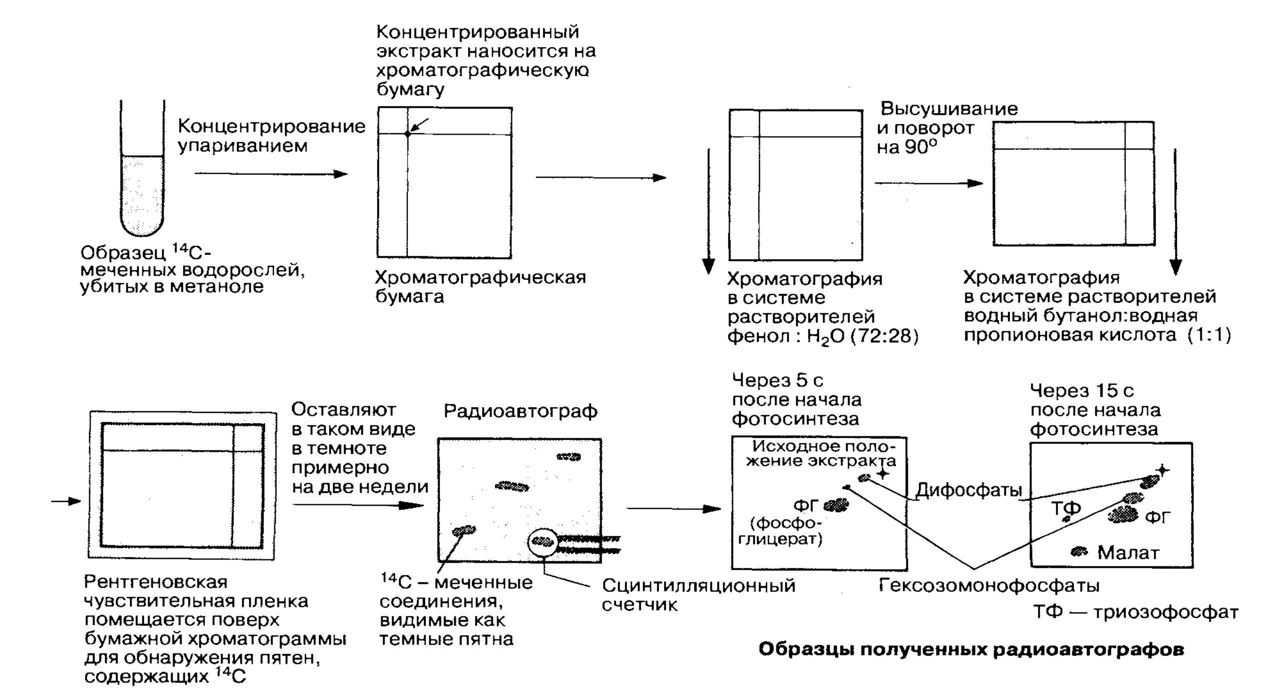


Рис. 7.16. Идентификация продуктов фотосинтеза в водорослях после короткого периода освещения в присутствии радиоактивного диоксида углерода $^{14}CO_2$. Для разделения продуктов используется бумажная хроматография. Расположение соединений на бумаге позволяет их идентифицировать. Присутствие синтезированных веществ на хроматограмме выявляли при помощи фотопленки. Она темнела там, где находились радиоактивные соединения.

которая в то время была относительно новым, но редко применяемым методом. Культуры одноклеточных зеленых водорослей *Chlorella* выращивали в популярном в настоящее время аппарате (рис. 7.15), по форме напоминающем леденец на палочке. Культуру хлореллы выдерживали с $^{14}CO_2$ в течение различных промежутков времени, а затем быстро убивали, помещая в горячий метанол. Растворимые продукты фотосинтеза экстрагировали, концентрировали и разделяли при помощи **двумерной бумажной хроматографии** (рис. 7.16 и приложение 1). Цель данного эксперимента состояла в том, чтобы проследить маршрут, по которому меченый углерод через ряд промежуточных соединений включается в конечный продукт фотосинтеза. Соединения на хроматограмме обнаруживали при помощи **радиоавтографии**. Для этого использовалась фотопленка, чувствительная к излучению $^{14}CO_2$. Фотопленку накладывали на хроматограмму и она темнела там, где находились радиоактивные соединения (рис. 7.16). Уже после 1 мин инкубации с $^{14}CO_2$ синтезировались многие сахара и органические кислоты, в том числе аминокислоты. Используя кратко-срочные выдержки (в течение 5 с и менее), Кальвину удалось идентифицировать первый продукт фотосинтеза — кислоту, содержащую 3 атома углерода (3С-кислота) — **фосфоглицериновую** (ФГ). В дальнейшем исследователь определил всю последовательность промежуточных соединений, в которые включается меченый углерод (стадии этого процесса будут рассмотрены ниже). С тех пор последовательность этих реакций носит название **цикл Кальвина**.

> ***7.4.*** *Каковы преимущества использования долгоживущих радиоактивных изотопов в биологических экспериментах?*
>
> ***7.5.*** *В чем преимущество использования хлореллы вместо цветковых растений?*
>
> ***7.6.*** *Почему сосуд типа «леденец на палочке» имеет в сечении сплющенную, а не шарообразную форму?*

Путь углерода

УЛАВЛИВАНИЕ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА (ФИКСАЦИЯ ДИОКСИДА УГЛЕРОДА).

$$\text{РиБФ} + CO_2 + H_2O \xrightarrow{\text{РиБФ-карбоксилаза}} 2\,\text{ФГ}$$

(Рибулозобисфосфат) 5С-сахар → (Фосфоглицерат) 3С-кислота

Первый продукт фотосинтеза

Акцептором диоксида углерода является 5С-сахар (пентоза), **рибулозобисфосфат** (РиБФ; рибулоза с двумя фосфатными группами). Присоединение диоксида углерода к любому соединению называется **карбоксилированием**, а участвующий в этом фермент — **карбоксилазой**. 6С-продукт нестабилен и мгновенно распадается на две молекулы фосфоглицерата (ФГ). Это — первый продукт фотосинтеза. В строме хлоропластов в больших количествах содержится фермент рибулозобисфосфаткарбоксилаза — фактически самый распространенный белок на Земле.

ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ФАЗА.

$$\text{ФГ (3С-кислота)} \xrightarrow[\text{НАДФ·Н} + H^+ \;\to\; \text{НАДФ}^+ + H_2O]{\text{АТФ} \;\to\; \text{АДФ} + \text{Ф}_\text{н}} \text{ТФ (3С-сахар)}$$

ФГ — это фосфоглицерат, 3С-**кислота**. В его состав входит кислотная карбоксильная группа (–COOH). ТФ — это триозофосфат (глицеральдегидфосфат), 3С-**сахар**. В его состав входит альдегидная группа (–CHO).

Восстановительная способность восстановленного НАДФ и энергия АТФ используются для удаления кислорода из ФГ (восстановление). Реакция протекает в две стадии: на первой используется некоторое количество АТФ, произведенного в световых реакциях, а на второй — весь восстановленный НАДФ, полученный в этих реакциях. Суммарный итог — восстановление карбоксильной кислотной группы (–COOH) до альдегидной (–CHO). Продукт представляет собой 3С-фосфат сахара (триозофосфат), т. е. сахар с присоединенной фосфатной группой. Это соединение обладает большей химической энергией и является первым углеводом, образованным в процесс фотосинтеза.

РЕГЕНЕРАЦИЯ АКЦЕПТОРА ДИОКСИДА УГЛЕРОДА РиБФ. Некоторые из триозофосфатов (ТФ) должны

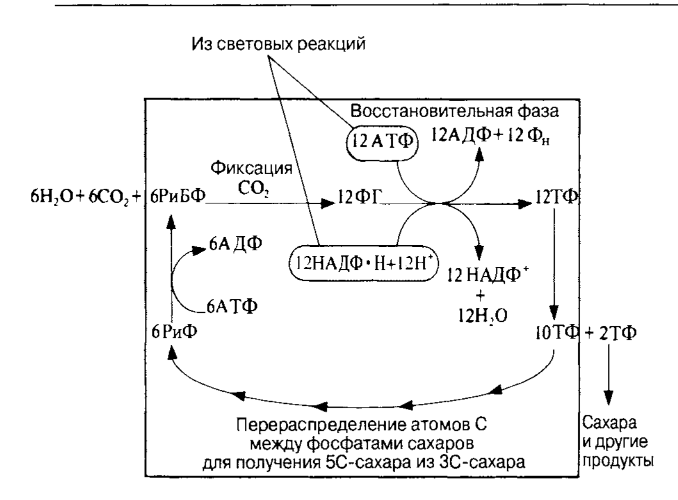


Рис. 7.17. Суммарная схема темновых реакций фотосинтеза (цикла Кальвина). РиБФ — рибулозобисфосфат; РиФ — рибулозофосфат; ФГ — 3-фосфоглицерат, ТФ — триозофосфат. Отметьте, что 10 ×ТФ используется для получения 6×РиФ (фосфата 5С-сахара рибулозы). ТФ состоит из 3 атомов углерода. Поэтому 10×ТФ содержат 30 атомов углерода. 6×РиФ также содержат 30 атомов углерода (6×5С).

использоваться для регенерации рибулозобисфосфата, потребленного в ходе первой реакции. Этот процесс представляет собой сложный цикл с участием 3С-, 4С-, 5С-, 6С- и 7С-фосфатов сахаров. Именно здесь используется оставшийся АТФ. На рис. 7.17 суммированы темновые реакции. На рисунке цикл Кальвина представлен в виде «черного ящика», в который подаются диоксид углерода и вода и из которого выходит ТФ. На схеме показано, что оставшийся АТФ используется для превращения рибулозофосфата (РиФ) в рибулозобисфосфат (РиБФ), однако все детали этого сложного процесса не показаны.

Суммарное уравнение для темновых реакций имеет вид:

$$6H_2O + 6CO_2 \xrightarrow[12\text{НАДФ·Н} + 12H^+ \;\to\; 12\text{НАДФ}^+ + 12H_2O]{18\text{АТФ} \;\to\; 18\text{АДФ} + 18\text{Ф}^{н}} 2\text{ТФ}$$

Важно отметить, что шесть молекул диоксида углерода идет на получение двух молекул 3С-сахара (триозофосфата). Если коэффициенты предыдущего выражения разделить на шесть, выражение можно упростить:

$$H_2O + CO_2 \xrightarrow[2\text{НАДФ·Н} + 2H^+ \;\to\; 2\text{НАДФ}^+ + 2H_2O]{3\text{АТФ} \;\to\; 3\text{АДФ} + 3\text{Ф}_{н}} [CH_2O] + 2H_2O$$

7.7. ***Перерисуйте рис. 7.17, показав только число атомов углерода, вовлеченных в реакции, например 6РиБФ = 6 × 5С.***

7.6.4. Краткое изложение процесса фотосинтеза

В процессе фотосинтеза из диоксида углерода и воды образуется сахар. Свет обеспечивает реакцию энергией, и она запасается в виде высокоэнергетической молекулы сахара. Важно понять, что энергия, запасенная в сахарах, — это та же световая энергия, но в иной форме. В процессе фотосинтеза происходит трансформация энергии света в химическую энергию сахара. Превращение световой энергии в химическую осуществляется хлорофиллом, работающим вместе с другими молекулами, расположенными на мембранах хлоропластов. Весь процесс состоит из двух стадий: световых и темновых реакций. В световых реакциях электроны переходят от одного соединения к другому вдоль электронтранспортной цепи, с каждым шагом понижая свой энергетический уровень. Высвобождаемая энергия направляется на производство АТФ и восстановление НАДФ. Вода расщепляется на водород и кислород, причем последний представляет собой побочный продукт. В темновых реакциях водород (связанный с НАДФ) и АТФ используются для восстановления диоксида углерода до 3С-сахара. Суммарное уравнение этого процесса имеет следующий вид:

$$CO_2 + H_2O \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Энергия света}} [CH_2O] + O_2$$

Дополнительные сведения о процессе фотосинтеза представлены в табл. 7.4.

Таблица 7.4. Краткое изложение процесса фотосинтеза

	Световые реакции	*Темновые реакции*
Локализация в хлоропластах	Тилакоиды	Строма
Реакции	Зависят от света Энергия света вызывает поток электронов от донора электронов к их акцептору по нециклическому или циклическому пути. В этом участвуют две фотосистемы, I и II. Они содержат хлорофиллы, высвобождающие электроны после поглощения энергии света. Вода служит донором электронов в нециклическом пути. Поток электронов приводит к образованию АТФ (фотофосфорилирование) и восстановленного НАДФ	Не зависят от света Диоксид углерода фиксируется в результате присоединения к 5С-соединению — рибулозобисфосфату (РиБФ). При этом образуются 2 молекулы 3С-соединения, а именно 2 молекулы фосфоглицерата (ФГ), являющегося первым продуктом фотосинтеза. Серия происходящих реакций носит название цикла Кальвина, в ходе которого акцептор диоксида углерода РиБФ вновь вводится в реакции, а ФГ восстанавливается до сахара (рис. 7.17)
Суммарное уравнение	$2H_2O + 2НАДФ^+ \xrightarrow[\text{Хлорофилл}]{\text{Энергия света}} O_2 + 2НАДФ{\cdot}Н + 2H^+$; кроме того, $АДФ + Ф_н \longrightarrow$ АТФ (различные количества)	$CO_2 + H_2O \longrightarrow [CH_2O]$ (3АТФ → 3АДФ + $3Ф_н$; $2НАДФ{\cdot}Н + 2H^+$ → $2НАДФ^+ + 2H_2O$)
Результаты	Энергия света преобразуется в энергию химических связей АТФ и восстановленного НАДФ. Вода расщепляется на водород и кислород. Водород используется для восстановления НАДФ, а кислород представляет собой побочный продукт	Диоксид углерода восстанавливается до углеводов, используя химическую энергию АТФ и водород в восстановленном НАДФ
Краткое изложение (за исключением АТФ и НАДФ) фотосинтеза	Энергия света + + Хлорофилл: $2H_2O$ → O_2 + $4H^+ + 4e^-$	$CO_2 + H_2O$ → $[CH_2O] + 2H_2O$ (Сахар) → H_2O Сахар, в котором запасается энергия света, образуется из диоксида углерода и воды

7.7. Метаболизм фосфоглицерата и триозофосфата

Несмотря на то, что триозофосфат является конечным продуктом в цикле Кальвина, он не накапливается в больших количествах, поскольку немедленно преобразуется в другие продукты. Наиболее известные из них — глюкоза, сахароза и крахмал; кроме того, быстро образуются жиры, жирные кислоты и аминокислоты. Строго говоря, можно считать, что фотосинтез заканчивается с образованием триозофосфата, поскольку дальнейшие реакции протекают и у нефотосинтезирующих организмов, таких как животные и грибы. Однако именно здесь важно показать, каким образом фосфоглицерат и триозофосфат используются для производства основных необходимых растениям питательных веществ. На рис. 7.18 суммированы некоторые из основных путей метаболизма, а также показано, какое важное место в метаболизме занимают реакции гликолиза и цикла Кребса. Последние реакции обсуждаются в гл. 9. Оба соединения — и фосфоглицерат, и триозофосфат — являются промежуточными продуктами гликолиза.

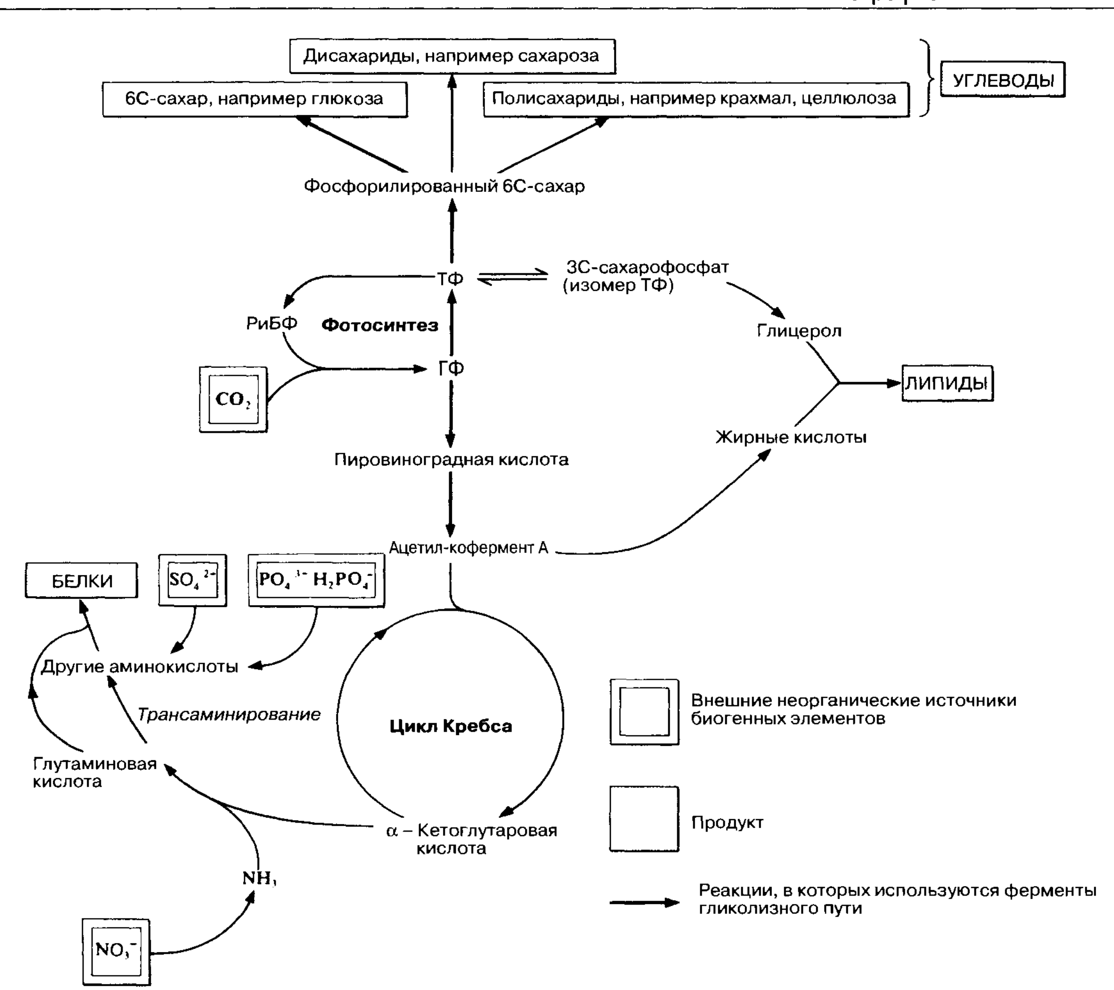


Рис. 7.18. Метаболизм ФГ и ТФ. Показаны основные метаболические пути, отражающие взаимосвязь между фотосинтезом и синтезом питательных веществ в растениях. Некоторые промежуточные этапы опущены.

Синтез углеводов

Углеводы синтезируются в результате процесса, который по существу является обращенным гликолизом. Два наиболее общих углевода — сахароза и крахмал. В виде сахарозы углеводы поступают из листьев во флоэму (гл. 13). Крахмал — это запасаемый продукт, и именно наличие крахмала как продукта фотосинтеза легче всего определить.

Синтез липидов

Липиды образуются из глицерола и жирных кислот (разд. 3.3). **Глицерол** получается из триозофосфата. Для синтеза жирных кислот фосфоглицерат вступает на путь гликолиза, где превращается в ацетильную группу, которая, соединяясь с коферментом А, образует ацетилкофермент А. Ацетильные группы превращаются в **жирные кислоты** и в цитоплазме, и в хлоропластах (но не в митохондриях, где происходит *расщепление* жирных кислот).

Синтез белков

В состав фосфоглицерата и триозофосфата входят углерод, водород и кислород. Для синтеза аминокислот и белков требуются еще азот и сера. Растения получают эти элементы из почвы, а если растения водные — то из окружающей их воды. Азот поступает в виде нитратов или аммиака, сера — в виде сульфатов.

Сначала через ацетилкофермент А фосфоглицерат превращается в одну из кислот цикла Кребса (рис. 7.18). Реакции синтеза аминокислот приведены ниже.

1. NO_3^- (Нитрат из корней) —Восстановление, Нитратредуктаза→ NO_2^- (Нитрит) —Восстановление, Нитритредуктаза→ NH_3

2. NH_3 (Аммиак) + Кислота цикла Кребса → Аминокислота

Например,

NH_3 + α–Кетоглутарат + Восстановленный НАДФ —Трансаминаза→ Глутамат + НАДФ

Реакция 2 представляет собой главный путь включения аммиака в аминокислоты. В результате процесса, называемого **трансаминированием**, т. е. переноса аминогруппы ($-NH_2$) от одной аминокислоты к другой, могут образовываться другие аминокислоты. Например,

Глутамат (Аминокислота) + Оксалоацетат (Кислота цикла Кребса) —Трансаминаза→ α–Кетоглутарат (Кислота цикла Кребса) + Аспартат (Аминокислота)

Биосинтез аминокислот может осуществляться и другими путями. Некоторые аминокислоты образуются в хлоропластах. В биосинтезе аминокислот непосредственно используется около одной трети фиксируемого углерода и двух третей поглощаемого растениями азота.

7.8. Факторы, влияющие на фотосинтез

Интенсивность фотосинтеза является важнейшим фактором, влияющим на урожайность сельскохозяйственных растений. Поэтому изучение различных воздействий, влияющих на фотосинтез, по всей вероятности, должно привести к повышению эффективности сельского хозяйства.

> ***7.8.*** *На основе уравнения фотосинтеза сделайте вывод, какие факторы будут воздействовать на интенсивность этого процесса?*

7.8.1. Лимитирующие факторы

Теоретически интенсивность любого биохимического процесса, который (как, например, фотосинтез) включает серию реакций, будет ограничиваться наиболее медленной реакцией этой серии. Приведем пример: для темновых реакций требуются восстановленные НАДФ и АТФ, следовательно, они зависят от световых реакций, в ходе которых образуются эти соединения. При слабом освещении скорость их образования очень мала для обеспечения максимальной скорости протекания темновых реакций, поэтому можно говорить, что свет в данном случае является лимитирующим фактором. Сформулируем **принцип лимитирующих факторов**:

если на химический процесс воздействует более одного фактора, то скорость этого процесса ограничивается тем фактором, значение которого наиболее близко к минимальному: изменение именно этого фактора прямо влияет на данный процесс.

Впервые этот принцип был сформулирован Блэкменом (Blackman) в 1905 г. С тех пор было показано, что другие факторы, такие как концентрация диоксида углерода и интенсивность освещения, взаимодействуют друг с другом и одновременно являются лимитирующими факторами, хотя один из них обычно имеет более важное значение. Проанализируйте воздействие одного из факторов, например интенсивности освещения, изучив рис. 7.19, и попытайтесь ответить на следующие вопросы:

> ***7.9.*** *а) Что является лимитирующим фактором на участке А?*
> *б) Что отражено на участках В и С данной кривой?*
> *в) Что представляет собой точка D?*
> *г) Что представляет собой точка Е?*

На рис. 7.20 представлены результаты четырех экспериментов, в которых один и тот же эксперимент проводился при разных температурах и разных концентрациях диоксида углерода.

> ***7.10.*** *Что представляют собой точки X, Y и Z на трех кривых рис. 7.20?*

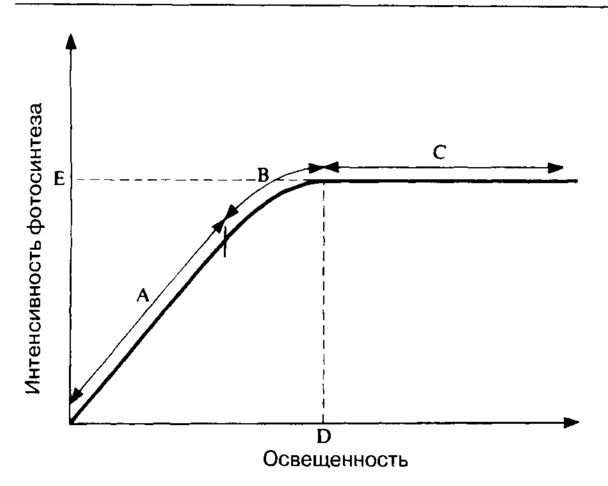


Рис. 7.19. Влияние освещенности на интенсивность фотосинтеза.

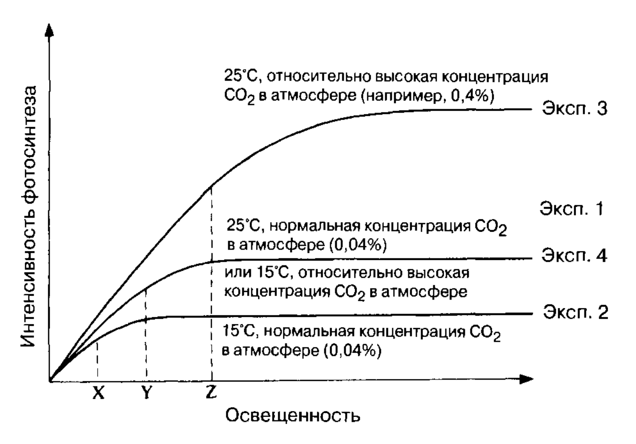


Рис. 7.20. Влияние различных факторов на интенсивность фотосинтеза.

Из результатов экспериментов (1–4 на рис. 7.20) видно, что, когда интенсивность освещения перестает быть лимитирующим фактором, ими становятся температура и концентрация диоксида углерода. Реакции, контролируемые ферментами, такие как темновые реакции фотосинтеза, чувствительны к изменениям температуры; так, увеличение температуры с 15 до 25 °С приводит к возрастанию интенсивности фотосинтеза (сравните результаты экспериментов 2 и 1 или 4 и 3) в том случае, если свет не является лимитирующим фактором. Концентрация диоксида углерода также может быть лимитирующим фактором темновых реакций (сравните результаты экспериментов 2 и 4 или 1 и 3). Например, в эксперименте 2 лимитирующими факторами являются *и температура и концентрация диоксида углерода*, поэтому увеличение любого из них приводит к росту интенсивности фотосинтеза.

7.8.2. Графики интенсивности фотосинтеза

Основными внешними факторами, влияющими на интенсивность фотосинтеза, являются освещенность, концентрация диоксида углерода и температура. Если по горизонтальной оси отложить изменение любого из перечисленных факторов, то кривые зависимости интенсивности фотосинтеза от этих факторов будут иметь вид, представленный на рис. 7.19. Сначала при увеличении значения какого-либо из лимитирующих факторов наблюдается линейное увеличение интенсивности фотосинтеза. Затем по мере того, как другой фактор или факторы становятся лимитирующими, происходит замедление интенсивности реакции и ее стабилизация.

В дальнейшем будем предполагать, что меняется лишь один, обсуждаемый, фактор, а остальные имеют оптимальные значения.

Освещенность

При низкой освещенности интенсивность фотосинтеза возрастает пропорционально увеличению количества падающего света (см. рис. 7.19). Постепенно под воздействием других факторов интенсивность фотосинтеза снижается. Освещенность в ясный летний день составляет примерно 100 000 люкс (10 000 фут-кандел), тогда как для нормального процесса фотосинтеза необходима освещенность, равная лишь 10 000 люкс. Поэтому для большинства растений (кроме растений, находящихся в тени) свет не является главным лимитирующим фактором фотосинтеза. Очень высокие значения интенсивности света могут приводить к обесцвечиванию хлорофилла и замедлению реакций фотосинтеза. Вместе с тем растения, постоянно находящиеся в подобных условиях, обычно хорошо к ним адаптированы; например, листья у них покрыты толстой кутикулой или густо опушены.

Концентрация диоксида углерода

Диоксид углерода используется в темновых реакциях для получения сахара. В нормальных условиях диоксид углерода является основным лимитирующим фактором фотосинтеза. В атмосфере

содержится от 0,03 до 0,04% диоксида углерода. Если повысить его содержание в воздухе (см. результаты опыта 3, рис. 7.20), то можно добиться увеличения интенсивности фотосинтеза. В течение короткого периода можно поддерживать оптимальную концентрацию, составляющую 0,5%, однако при длительном воздействии такая концентрация становится опасной для растения. Поэтому наиболее благоприятной считается концентрация диоксида углерода, равная примерно 0,1%. Некоторые тепличные культуры, например томаты, выращивают именно в атмосфере, обогащенной диоксидом углерода. В настоящее время большой интерес вызывают растения, способные эффективно удалять диоксид углерода из атмосферы и дающие при этом повышенные урожаи. Такие растения, называемые C_4-растения, обсуждаются в разд. 7.9.

Температура

Темновые, а в некоторой степени и световые реакции контролируются ферментами, поэтому температура воздуха имеет большое значение. Для растений умеренного климата наиболее благоприятной температурой является температура примерно 25 °С. При повышении температуры на каждые 10 °С скорость реакции удваивается, (вплоть до 35 °С), однако другие данные свидетельствуют о том, что при 25 °С растение развивается лучше.

> **7.11.** *Почему при более высоких температурах интенсивность фотосинтеза уменьшается?*

Концентрация хлорофилла

Сама по себе концентрация хлорофилла не является фактором, лимитирующим фотосинтез. Важными могут оказаться причины понижения уровня хлорофилла: болезни (мучнистая роса, ржа, вирусные болезни), недостаток микроэлементов (разд. 7.10.1), нормальные процессы **старения**. Когда лист желтеет, говорят, что он стал **хлоротичным**, а процесс образования желтоватой окраски листьев называется **хлорозом**. Хлоротичные пятна часто являются симптомом болезни или минеральной недостаточности. Некоторые элементы, например железо, магний и азот (последние два непосредственно входят в молекулу хлорофилла), необходимы для образования хлорофилла, поэтому эти элементы особенно важны. Кроме того, растению требуется калий. Еще одной причиной возникновения хлороза является недостаток света, поскольку свет необходим на конечной стадии синтеза хлорофилла.

Специфические ингибиторы

Если подавить фотосинтез, то растение неминуемо погибнет. На этом была основана разработка различных гербицидов, например ДХММ (дихлорфенилдиметилмочевина). Данный препарат запускает обходной путь нециклического потока электронов в хлоропластах, ингибируя таким образом световые реакции. ДХММ сыграла важную роль в изучении световых реакций фотосинтеза.

Еще два фактора оказывают большое влияние на рост сельскохозяйственных культур и имеют более общее значение для роста растения и процесса фотосинтеза — это наличие воды и загрязнение окружающей среды.

Вода

Вода представляет собой исходное вещество для фотосинтеза. Однако поскольку вода влияет на огромное число клеточных процессов, оценить ее непосредственное влияние на фотосинтез невозможно. Тем не менее, изучая количество синтезируемого органического вещества у растений, страдающих от недостатка воды, можно видеть, что временное увядание приводит к резкому снижению урожая. Даже если у растений не наблюдается видимых изменений, незначительный дефицит воды приводит к значительному падению урожая. Причины этого сложны и не до конца изучены. Одной из явных причин можно считать закрывание устьиц при увядании, что препятствует поступлению углекислого газа для фотосинтеза. Кроме того, было показано, что при недостатке воды в листьях некоторых растений накапливается абсцизовая кислота, являющаяся ингибитором роста.

Загрязнение окружающей среды

Некоторые газы промышленного происхождения, например озон и диоксид серы, даже в небольших количествах очень опасны для листьев растений, хотя точные причины этого до сих пор

не установлены. Так, зерновые культуры в загрязненных районах теряют до 15% своей массы, особенно во время засушливого лета. Оказалось, что лишайники очень чувствительны к диоксиду серы. Сажа забивает устьица и уменьшает прозрачность эпидермиса листа.

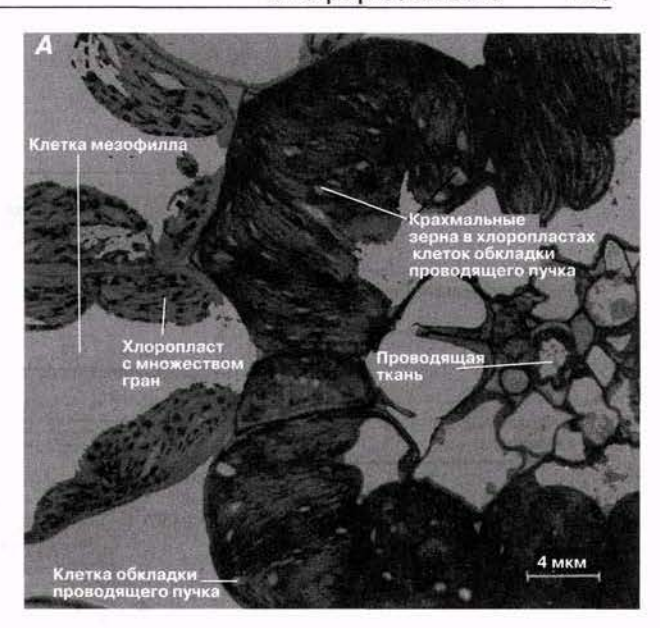
> ***7.12.*** *Подумайте, когда в природных условиях*
> *а) интенсивность света и*
> *б) температура могут служить лимитирующими факторами для процессов фотосинтеза.*

7.9. C_4-фотосинтез

В 1965 г. было обнаружено, что первыми продуктами фотосинтеза у сахарного тростника (растение тропиков) являются органические кислоты, в состав которых входят 4 атома углерода (яблочная, щевелевоуксусная и аспарагиновая), а не 3С-кислота (фосфоглицериновая), как у большинства растений умеренного климата. С тех пор выявили множество растений, в основном тропических и субтропических, и имеющих порой важное экономическое значение, у которых фотосинтез протекает по такому же пути. Они получили название **C_4-растений**. Примерами могут служить кукуруза, сорго, сахарный тростник и просо. Растения, в которых первым продуктом фотосинтеза является трехуглеродная фосфоглицериновая кислота, носят название **C_3-растения**. Биохимию именно C_3-растений мы рассматривали до сих пор в этой главе.

В 1966 г. австралийские исследователи Хэтч и Слэк (Hatch, Slack) показали, что C_4-растения значительно эффективнее, чем C_3-растения, поглощают диоксид углерода: они способны удалять CO_2 из экспериментальной атмосферы вплоть до концентрации 0,1 части на миллион, тогда как для C_3-растений это значение составляет 50–100 $ч \cdot млн^{-1}$. Хэтч и Слэк описали новый путь метаболизма углерода у C_4-растений, получивший название **путь Хэтча—Слэка**. Далее мы изучим этот процесс на примере типичного C_4-растения — кукурузы.

У C_4-растений листья имеют характерную особенность строения: вокруг каждого проводящего пучка у них расположены два ряда клеток. У клеток внутреннего кольца — **обкладки проводящего пучка** — хлоропласты по своей форме отличаются от хлоропластов **клеток мезофилла**



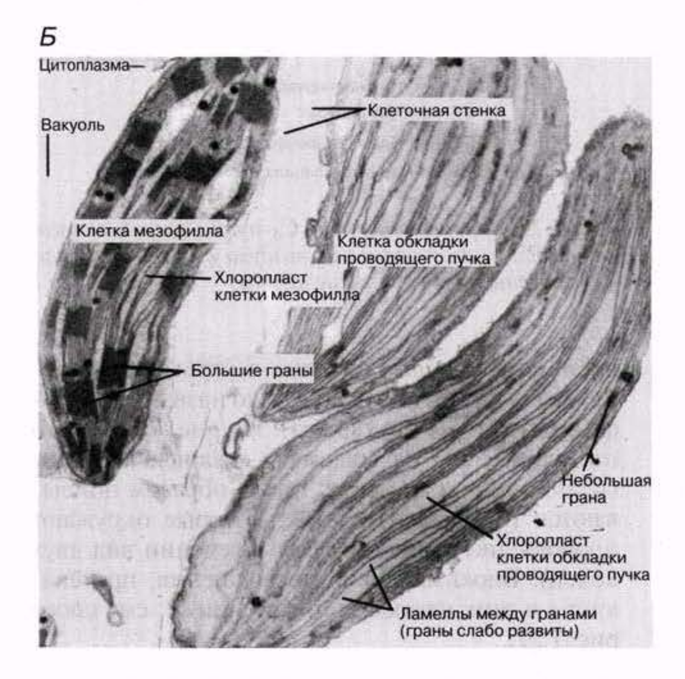


Рис. 7.21. *«Кранц-анатомия», характерная для C_4-растений. А. Срез листа африканского проса. Хорошо видны различия между хлоропластами клеток обкладки проводящих пучков и хлоропластами клеток мезофилла. В клетках обкладки проводящих пучков видны отдельные рудиментарные граны, тогда как в клетках мезофилла они многочисленны и отчетливо видны. И в тех, и в других клетках видны зерна крахмала. (Увеличение ×4000.) Б. Электронная микрофотография листа кукурузы. Видно наличие двух типов хлоропластов в клетках обкладки проводящего пучка и клетках мезофилла (×9900).*

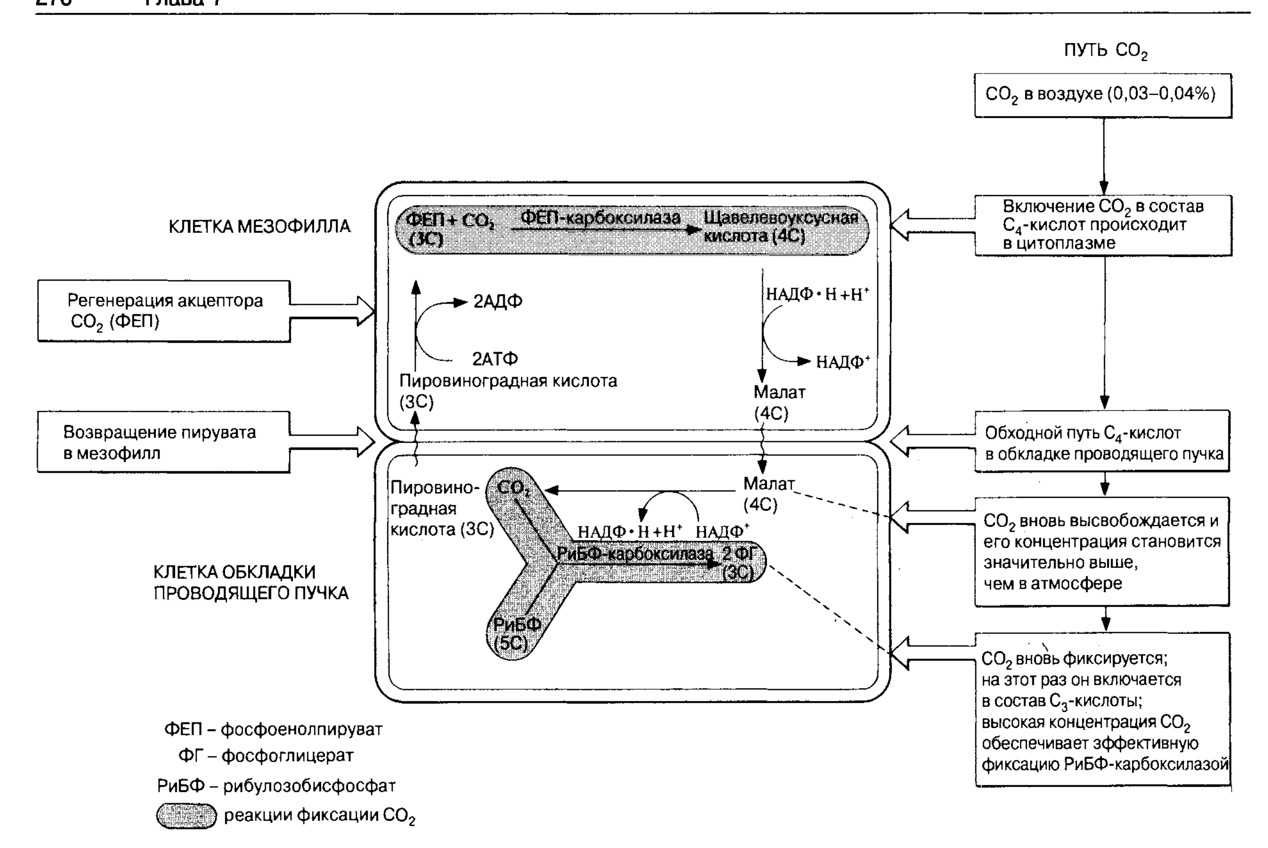


Рис. 7.22. *Упрощенная схема C_4-пути, сопряженного с C_3-фиксацией диоксида углерода. Показан путь поступления диоксида углерода из воздуха в клетки обкладки проводящего пучка и его окончательная фиксация ФГ (фосфоглицериновой C_3-кислотой).*

внешнего кольца. Различие в строении хлоропластов у C_4-растений получило название **диморфизма** (наличие двух форм). На рис. 7.21, *А* и *Б* показана так называемая **«кранц-анатомия»** (Kranz — корона, ореол; таким образом описываются те два ряда клеток, которые окружают проводящие пучки и имеют в сечении вид двух колец). Биохимические превращения, протекающие в этих клетках, описаны ниже; см. также рис. 7.22.

7.9.1. Путь Хэтча–Слэка

Путь Хэтча—Слэка предназначен для транспортировки диоксида углерода и водорода из клеток мезофилла в клетки обкладки проводящих пучков. Из клеток обкладки проводящих пучков диоксид углерода высвобождается и поступает в обычный C_3-путь фотосинтетических превращений (рис. 7.22).

Захват (фиксация) диоксида углерода в клетках мезофилла

Диоксид углерода фиксируется в **цитоплазме** клеток мезофилла. Механизм этого процесса приведен в следующем уравнении:

$$\underset{\text{(Фосфоенолпируват) 3C}}{\text{ФЕП}} + CO_2 \xrightarrow{\text{ФЕП-карбоксилаза}} \underset{\text{4C}}{\text{Щавелевоуксусная кислота}}$$

Акцептором диоксида углерода служит фосфоенолпируват (ФЕП) вместо РиБФ у C_3-растений, а вместо фермента РиБФ-карбоксилазы у C_4-растений участвует фермент ФЕП-карбоксилаза. Фермент ФЕП-карбоксилаза работает значительно более эффективно, чем фермент C_3-растений по двум причинам. Во-первых, ФЕП-карбоксилаза обладает большим сродством к диоксиду углерода, а во-вторых, ее работа не подвергается конкурентному ингибирова-

нию кислородом. Образовавшаяся щавелевоуксусная кислота далее превращается в малат, 4С-кислоту.

Малатный обходной путь (шунт)

Пройдя через плазмодесмы в клеточных стенках, малат попадает в хлоропласты клеток обкладки проводящего пучка, где он, соединяясь с диоксидом углерода, превращается в пируват (3С-кислоту). При этом выделяется водород, который используется для восстановления НАДФ (рис. 7.22). Обратите внимание, что в клетки мезофилла диоксид углерода и водород поступают извне, а затем в клетках обкладки проводящего пучка они вновь удаляются. Суммарным эффектом этих процессов является перемещение диоксида углерода и водорода из клеток мезофилла в клетки обкладки проводящего пучка.

Регенерация акцептора диоксида углерода

Пируват возвращается в клетки мезофилла, где в результате присоединения фосфатной группы от АТФ используется для регенерации ФЕП. На это расходуется энергия двух высокоэнергетических фосфатных связей.

7.9.2. Итоговый результат C_4-пути

Итогом C_4-пути является транспорт диоксида углерода и водорода из клеток мезофилла в хлоропласты клеток обкладки проводящего пучка с использованием двух высокоэнергетических фосфатных связей АТФ. Поскольку для обеспечения транспорта требуется энергия АТФ, работу данного механизма вполне можно сравнить с механизмом работы насоса.

7.9.3. Повторная фиксация диоксида углерода в клетках обкладки проводящего пучка

В хлоропластах клеток обкладки проводящего пучка помимо пирувата образуется диоксид углерода и восстановленный НАДФ (см. выше описание малатного шунта). Диоксид углерода затем вновь фиксируется РиБФ-карбоксилазой, участвующей в реакциях C_3-пути, а восстановленный НАДФ используется для восстановления ФГ до сахара (разд. 7.6.3).

Поскольку каждая молекула CO_2 должна фиксироваться дважды, для C_4-фотосинтеза требуется приблизительно в два раза больше энергии, чем для C_3-фотосинтеза. На первый взгляд, транспорт CO_2 и водорода на C_4-пути кажется бессмысленным. Однако фиксация с помощью ФЕП-карбоксилазы настолько эффективна, что приводит к накоплению большого количества диоксида углерода в клетках обкладки проводящего пучка. Это означает, что РиБФ-карбоксилаза работает в условиях избытка углекислого газа в отличие от C_3-растений, где концентрация CO_2 равна атмосферной. Объяснить это можно следующим образом: во-первых, как и любой фермент, данный фермент лучше работает в условиях избытка субстрата; во-вторых, кислород конкурентно исключается из фермента диоксидом углерода.

Следовательно, основным достоинством C_4-фотосинтеза является повышение эффективности фиксации диоксида углерода. Его можно рассматривать как дополнение, а не как альтернативу C_3-пути. Таким образом, C_4-растения фотосинтетически более эффективны, поскольку скорость фиксации диоксида углерода обычно является лимитирующим фактором. Используя C_4-путь, C_4-растения потребляют больше энергии, однако энергетический фактор обычно не является лимитирующим при фотосинтезе; C_4-растения растут в регионах с высокой интенсивностью света; кроме того, у этих растений хлоропласты модифицированы так, чтобы максимально использовать доступную энергию (см. ниже).

7.9.4. Хлоропласты клеток мезофилла и клеток обкладки проводящего пучка

Хлоропласты в клетках мезофилла представляют собой высокоспециализированные органеллы, в которых протекают световые реакции фотосинтеза, а в хлоропластах клеток обкладки проводящего пучка протекают темновые реакции C_3-фотосинтеза. В табл. 7.5 суммированы наиболее важные различия между хлоропластами мезофилла и хлоропластами клеток обкладки проводящего пучка, которые можно видеть на рис. 7.21.

7.13. *Какие хлоропласты специализированы для протекания световых реакций, а какие — для темновых?*

7.14. *Объясните, почему отсутствие гран в хлоропластах клеток обкладки проводящего пучка является преимуществом?*

Таблица 7.5. Различия между хлоропластами клеток мезофилла и клеток обкладки проводящего пучка у C_4-растений

Хлоропласты клеток мезофилла	*Хлоропласты клеток обкладки проводящего пучка*
Большие граны	Граны отсутствуют (либо их очень немного и они небольшие)
Следовательно, преобладают световые реакции, и генерируется большое количество АТФ, восстановленного НАДФ и O_2	Следовательно, световые реакции протекают с очень низкой скоростью и генерируется мало АТФ, восстановленного НАДФ и O_2
Фактически нет РиБФ-карбоксилазы, поэтому CO_2 не фиксируется (CO_2 фиксируется в цитоплазме ФЕП-карбоксилазой)	Высокая концентрация РиБФ-карбоксилазы приводит к тому, что CO_2 фиксируется как в C_3-растениях, но более эффективно
Крахмала небольшое количество	Множество крахмальных зерен

7.15. *Малатный обходной путь фактически представляет собой насос для диоксида углерода и водорода. Каковы преимущества этого?*

7.16. *Каков был бы эффект от понижения концентрации кислорода при а) C_3-фотосинтезе; б) C_4-фотосинтезе. Поясните свой ответ.*

7.9.5. Значение C_4-пути

Полагают, что C_4-путь возник позже C_3-пути, и это привело к улучшению механизма фиксации диоксида углерода. C_4-растения увеличивают сухую массу быстрее, чем C_3-растения и являются более высокоурожайными культурами, произрастающими в некоторых частях света (см. ниже).

C_4-растения в основном распространены в засушливых районах субтропиков и тропиков. Адаптация этих растений к существующим климатическим условиям шла двумя основными путями. Во-первых, максимальная скорость фиксации диоксида углерода у них стала выше; в связи с этим более высокая освещенность и температура стали использоваться также более эффективно. Насыщение светом достигается при более высоких значениях освещенности, чем у C_3-растений. Иными словами, интенсивность фотосинтеза увеличивается с ростом освещенности до более высокого уровня, чем у C_3-растений. Во-вторых, C_4-растения более устойчивы к засушливым условиям. Обычно для снижения потерь влаги за счет испарения растения уменьшают отверстия устьиц; таким образом уменьшается площадь для проникновения диоксида углерода. Диоксид углерода фиксируется у C_4-растений настолько быстро, что создается крутой градиент концентрации диоксида углерода между атмосферой и внутренней средой, что обеспечивает более высокий рост, чем у C_3-растений. По сравнению с C_3-растениями C_4-растения на каждую связанную молекулу диоксида углерода теряют в два раза меньше воды. Оптимальная температура роста C_4-растений также выше, чем для C_3-растений.

Однако в более холодных и влажных умеренных регионах, где освещенность имеет высокие значения лишь несколько часов в сутки, дополнительная энергия (более 15%), требуемая C_4-растениям для фиксации диоксида углерода, скорее всего является лимитирующим фактором. В подобных условиях C_3-растения могут иметь даже преимущества перед C_4-растениями. В умеренном климате C_3-культуры, такие как пшеница, картофель, табак, сахарная свекла и соевые бобы растут более эффективно, чем C_4-культуры, такие как кукуруза, сахарный тростник, сорго, просо. Основные различия между C_3- и C_4-растениями представлены в табл. 7.6.

7.10. Минеральное питание растений и животных

Автотрофное питание — это не только синтез углеводов из диоксида углерода и воды, но и последующее использование таких веществ, как нитраты, сульфаты и фосфаты, для получения других необходимых органических соединений, в том числе белков и нуклеиновых кислот. Гетеротроф-

Таблица 7.6. Сравнение C_3 и C_4-растений

	C_3-растения	*C_4-растения*	
Репрезентативные виды	Большая часть сельскохозяйственных культур, например злаки, табак, бобы	Кукуруза, сахарный тростник	
Освещенность, необходимая для достижения максимальной интенсивности фотосинтеза	10 000–30 000 фут-кандел	Не имеет насыщения при 10^5 люкс	
Эффект повышения температуры с 25 до 35 °С	Интенсивность не изменяется или понижается	Интенсивность увеличивается на 50% при 35 °С	
Концентрация CO_2, при которой он более не поглощается	40–60 ч·млн$^{-1}$	Около 0 ч·млн$^{-1}$	
Потеря воды на 1г произведенного сухого вещества	450–950	250–350	
Фиксация диоксида углерода	Происходит однажды	Происходит дважды, вначале в клетках мезофилла, затем в клетках обкладки проводящего пучка	
		Клетки мезофилла	**Клетки обкладки проводящего пучка**
Акцептор диоксида углерода	РиБФ — 5С-соединение	ФЕП — 3С-соединение	РиБФ
Фермент, фиксирующий диоксид углерода	РиБФ-карбоксилаза, действие которой неэффективно	ФЕП-карбоксилаза, работа которой очень эффективна	РиБФ-карбоксилаза, работающая эффективно вследствие высокой концентрации диоксида углерода
Первый продукт фотосинтеза	ФГ (C_3-кислота)	C_4-кислота (щавелевоуксусная)	
Анатомия листа	Имеются хлоропласты только одного типа	«Кранц»-анатомия, т. е. существуют клетки двух типов с характерными для каждого типа хлоропластами	
Эффективность	Фотосинтез протекает менее эффективно, чем у C_4-растений. Продуктивность обычно ниже	Фотосинтез более эффективен, чем у C_3-растений, но для его протекания требуется больше энергии. Продуктивность обычно значительно выше	

ным организмам, например животным, также требуются некоторые минеральные соединения для дополнения их органической пищи. Во многих случаях для обеспечения одних и тех же процессов требуются одинаковые питательные вещества, поэтому удобно рассматривать всю область минерального питания как мост между автотрофным (гл. 7) и гетеротрофным питанием (гл. 8).

Биогенные элементы, необходимые для успешного роста и размножения организма, называют **незаменимыми элементами**. Основными незаменимыми для жизни элементами являются углерод, водород, кислород, азот, сера, фосфор, калий, натрий, магний, кальций и хлор. В дополнение к ним всем организмам в следовых количествах (несколько частей на млн.) обязательно требуются некоторые другие элементы. К числу таких элементов относятся марганец, железо, кобальт, медь и цинк; иногда необходимыми являются соединения молибдена, ванадия, хрома и других тяжелых

Таблица 7.7. Некоторые незаменимые минеральные вещества, и примеры их использования живыми организмами

МАКРОЭЛЕМЕНТЫ			*Распространенные заболевания и симптомы, связанные с дефицитом элементов*		
Элемент и символ	*Форма, в которой поглощается растением*	*Общее значение*	*у растений*	*у человека*	*Обычные источники для человека*
Азот, N	Нитрат, NO_3^- Аммоний, NH_4^+	Синтез белков, нуклеиновых кислот и многих других органических соединений, например коферментов и хлорофилла	Задержка роста и сильный хлороз, в особенности у старых листьев	Тяжелая белковая недостаточность (квашиоркор),	Белок, в частности постное мясо, рыба и молоко
Фосфор, P	Фосфат, PO_4^{3-} Ортофосфат, $H_2PO_4^-$	Синтез нуклеиновых кислот, АТФ и некоторых белков. Фосфат входит в состав костей и зубной эмали, а также в фосфолипиды мембран	Задержка роста, особенно корней		В большом количестве содержится в молоке
Калий, K	K^+	В основном связан с функционированием мембран, в том числе с проведением нервных импульсов, поддержанием электрического потенциала, работой (Na^+, K^+)-насоса, поддержанием анионно-катионного и осмотического баланса. Кофактор ферментов, участвующих в фотосинтезе и дыхании (гликолизе). Компонент клеточного сока растительных вакуолей.	Желтые и коричневые края листьев и преждевременная гибель растения	Встречается редко	Овощи, например брюссельская капуста и мясо
Сера, S	SO_4^{2-}	Синтез белков (например, кератина) и многих других органических соединений (например, кофермента А)	Хлороз, например, желтуха чая		Белок, например, постное мясо, рыба и молоко
Натрий, Na	Na^+	Действие сходно с действием калия, однако Na требуется в меньших количествах. Принимает участие в работе (Na^+, K^+)-насоса		Мышечные судороги	Поваренная соль (хлорид натрия) и бекон

Таблица 7.7. Продолжение

МАКРОЭЛЕМЕНТЫ			*Распространенные заболевания и симптомы, связанные с дефицитом элементов*		
Элемент и символ	*Форма, в которой поглощается растением*	*Общее значение*	*у растений*	*у человека*	*Обычные источники для человека*
Хлор, Cl	Cl^-	Функции схожи с функциями Na^+ и K^+, например поддержание анионно-катионного и осмотического баланса. Вовлечен в «хлоридный сдвиг», происходящий во время транспорта диоксида углерода в крови. Содержится в желудочном соке в составе соляной кислоты		Мышечные судороги	Поваренная соль и бекон
Магний, Mg	Mg^{2+}	Входит в состав хлорофилла. Содержится в костях и зубах. Кофактор для многих ферментов, например для АТФазы.	Хлороз		Овощи и многие другие продукты
Кальций, Ca	Ca^{2+}	Образование срединной пластинки (пектат кальция) между клеточными стенками у растений; нормальное развитие клеточной стенки. Входит в состав костей, зубной эмали, раковин. Активирует АТФазу во время мышечного сокращения. Обеспечивает свертывание крови.	Задержка роста	Плохой рост скелета, иногда приводящий к рахиту	Молоко, жесткая вода

металлов, а также бор, кремний, фтор и иод (см. табл. 3.1). Все эти вещества, за исключением углерода, водорода и кислорода, зеленые растения получают из почвы и воды в виде минеральных веществ. Механизм получения обсуждается в гл. 13.

Следовые элементы (неорганические) у гетеротрофных организмов (животных и грибов) иногда объединяют с витаминами (органическими соединениями) под названием **микроэлементы**. И те и другие соединения требуются в следовых количествах, но в клеточном метаболизме они играют сходную и весьма важную роль, поскольку часто являются кофакторами ферментов. О витаминах речь пойдет в гл. 8. Автотрофные организмы способны сами синтезировать необходимые им витамины. Другие незаменимые элементы носят название **макроэлементов**. Отмечено, что дефицит любого из элементов приводит к развитию **болезней дефицита**.

Некоторые примеры функций основных минеральных веществ приведены в табл. 7.7. Изучение данной таблицы позволяет увидеть, что минеральные вещества поглощаются растениями в форме отдельных ионов, как анионов (отрица-

тельно заряженных), так и катионов (положительно заряженных). Это же верно и для следовых элементов, хотя их ионы не представлены в таблице.

Животные получают не все необходимые им элементы в форме минеральных веществ. Например, большая часть азота поступает в организм животного в виде белков.

Сбалансированность следовых элементов играет важную роль в поддержании плодородия почвы. Однако известны экстремальные случаи, когда растения произрастают в местах с высокой степенью загрязнения металлами: например на свалках предохранителей испорченных мин или на залежах природных полезных ископаемых. Такие растения могут быть токсичными для травоядных животных, но вместе с тем эти же растения оказывают некоторую пользу людям прикрывая неприглядные участки земли.

7.10.1. Дефицит минеральных веществ

Не всегда легко или даже возможно вычленить эффекты различных элементов. Например, хлороз (пожелтение листьев) у растений вызывается

Таблица 7.8. Некоторые необходимые микроэлементы и примеры их использования живыми организмами

МИКРОЭЛЕМЕНТЫ (все катионы, за исключением бора, фтора и иода)			*Распространенные заболевания или симптомы, связанные с дефицитом элементов*		
Элемент и его символ	*Соединения, в которых содержатся*	*Функции*	*растения*	*человек*	*Обычные источники для человека*
Марганец, Mn	Фосфатазы (перенос фосфатных групп)	Развитие костей («фактор роста»)	Пятнистость листьев, например серая пятнистость овса	Плохое развитие костей	Овощи и самая разнообразная пища
	Декарбоксилазы, Дегидрогеназы	Окисление жирных кислот, дыхание, фотосинтез			
Железо, Fe	Группа гема в гемоглобине и миоглобине	Перенос кислорода		Анемия	Печень, мясо, некоторые овощи, например шпинат
	Цитохромы	Перенос электронов, например в процессе дыхания и фотосинтеза			
	Каталаза и пероксидазы	Расщепление H_2O_2			
	Промежуточные соединения в процессе синтеза хлорофилла	Синтез хлорофилла	Сильный хлороз, в особенности у молодых листьев		
Кобальт, Co	Витамин B_{12}	Развитие эритроцитов		Злокачественная анемия	Печень, мясо (как источник витамина B_{12})
Медь, Cu	Цитохромоксидаза	Последний переносчик электронов в дыхательной цепи; катализирует превращение кислорода в воду	Суховершинность побегов		Самая разнообразная пища
	Пластоцианин	Переносчик электронов в фотосинтезе			
	Тирозиназа	Образование меланина		Альбинизм	

Таблица 7.8. Продолжение

МИКРОЭЛЕМЕНТЫ (все катионы, за исключением бора, фтора и иода)			*Распространенные заболевания или симптомы, связанные с дефицитом элементов*		
Элемент и его символ	*Соединения, в которых содержатся*	*Функции*	*растения*	*человек*	*Обычные источники для человека*
Цинк, Zn	Алкогольдегидрогеназа	Анаэробное дыхание растений (спиртовое брожение)	Крапчатость листьев у цитрусовых		
	Карбоангидраза	Перенос диоксида углерода в крови позвоночных	Порок развития листьев, например серповидность листьев какао		Самая разнообразная пища
	Карбоксипептидаза	Гидролиз пептидных связей при переваривании белков			
Молибден, Mo	Нитратредуктаза	Восстановление нитратов до нитритов во время синтеза аминокислот у растений	Небольшое замедление роста; «ожоги» бобовых		Самая разнообразная пища
	Нитрогеназа	Фиксация азота у прокариот			
Бор, B		Требуется только для растений. Нормальное деление клеток меристемы Мобилизация питательных веществ?	Аномальный рост и гибель верхушек побегов; «сердцевинная гниль» свеклы; «растрескивание стеблей» сельдерея	Не требуется	
Фтор, F	У животных в виде фторида кальция	Компонент зубной эмали и костей		Быстрое разрушение зубов	Молоко, питьевая вода в некоторых областях
Иод, I	Тироксин (по-видимому, не требуется растениям)	Гормональное регулирование интенсивности основных метаболических процессов		Зоб; кретинизм у детей	Морепродукты, соль

недостатком магния или железа, хотя эти элементы выполняют разные функции в процессе синтеза хлорофилла (табл. 7.7 и 7.8). Одна из болезней дефицита у овец и крупного рогатого скота, характеризующаяся диареей, связана с недостатком меди, что в свою очередь является результатом высокого уровня молибдена на пастбищах. Разные организмы могут по-разному реагировать на дефицит одного и того же элемента: дефицит марганца, например, приводит к появлению серой крапчатости и неприятного запаха у овса, к развитию «болотной пятнистости» гороха.

Тесное взаимодействие и разнообразие эффектов минеральных элементов объясняются их глубокими воздействиями на клеточный метаболизм. Тем не менее с помощью различных мето-

дов (изменяя условия поглощения минеральных веществ в эксперименте) можно показать, что некоторые специфические симптомы связаны с дефицитом определенных элементов. Подобные знания важны и в медицине, и в сельском хозяйстве, поскольку болезни дефицита распространены повсеместно: и у людей, и среди сельскохозяйственных культур, и среди животных.

Эксперименты на растениях, ставшие теперь классическими, проводились в конце XIX и начале XX вв. в основном немецкими ботаниками с использованием водных и песчаных культур. В этих экспериментах растения выращивали на приготовленных культуральных растворах известного состава. Многие болезни дефицита растений, имеющие важное экономическое значение, были каталогизированы при помощи цветной фотографии, что способствует быстрому установлению диагноза.

7.10.2. Особые способы получения незаменимых элементов

Насекомоядные растения

Насекомоядные, или плотоядные, растения представляют собой зеленые растения, специально адаптированные для ловли и переваривания небольших животных, в частности насекомых. Таким образом они дополняют свое нормальное автотрофное питание (фотосинтез) одной из форм гетеротрофного питания. Обычно такие растения обитают в обедненных азотом местах, а животных используют как дополнительный источник азота. Привлекая насекомых окраской, запахом или сладкими выделениями, растения ловят их тем или иным способом, а затем высвобождают в ловушку ферменты, которые переваривают пойманную жертву. Образующиеся в результате такого внеклеточного пищеварения продукты, в основном аминокислоты, всасываются и усваиваются.

Некоторые растения имеют весьма сложно устроенные ловушки. Это, например, такие растения как венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*), наперстянка (*Nepenthes*) и росянки (*Drosera*). Росянка — один из редких представителей подобных растений, произрастающих в Британии, поскольку большинство из них обитает в тропиках или субтропиках. Они были обнаружены во влажных степях и болотах, по большей части на кислых почвах, с дефицитом минеральных веществ. Изучение деталей устройства различных ловушек выходит за рамки этой книги.

Микориза

Микориза — это мутуалистическая (симбиотическая) ассоциация между грибом и корнями растения. По всей видимости, абсолютное большинство наземных растений вступают в подобные взаимоотношения с почвенными грибами, что имеет большое значение, поскольку в результате в корни растений попадают и многие минеральные элементы и энергия. От растений грибы получают органические питательные вещества, в основном углеводы и витамины, а взамен растения через корни получают минеральные соли (в основном фосфаты, нитраты, соли аммония и калия) и воду. Как правило, заражаются только молодые корни, при этом рост корневых волосков или прекращается, или очень сильно замедляется. Сеть грибных гиф, простирающаяся в окружающей растение почве, захватывает значительно большую площадь, чем корневая система даже с развитыми корневыми волосками. Высказывается предположение, что растения одного и того же или даже разных видов могут быть связаны друг с другом через микоризы. Эта концепция способна радикально изменить наши представления о природных экосистемах.

Микоризы бывают двух типов — экто- и эндотрофные. **Эктотрофная микориза** образует вокруг корня оболочку и проникает в воздушные пространства между клетками кожицы, не проникая, однако, внутрь клеток. Так формируется обширная межклеточная сеть. Ее образуют грибы, относящиеся к разряду съедобных грибов; найти ее можно в основном у лесных растений, таких как хвойные, бук, дуб и многие другие. Плодовые тела, собственно те грибы, которые мы собираем, часто можно видеть около этих деревьев.

Эндотрофная микориза встречается практически у всех других растений. Как и эктотрофная микориза, она образует межклеточную сеть, распространяющуюся также и в почве, однако в данном случае грибы проникают внутрь клеток (хотя фактически плазматическая мембрана клеток корня остается неповрежденной).

Дальнейшее изучение строения и функций микориз позволит применять полученные знания в сельском и лесном хозяйстве и при проведении мелиоративных работ.

Корневые клубеньки

Фиксация азота корневыми клубеньками бобовых растений обсуждается в гл. 13. В клубеньках

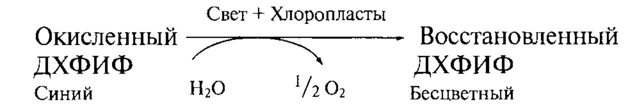
обитают бактерии, которые стимулируют рост и деление паренхимных клеток корня, в результате чего на корнях образуются вздутия, или клубеньки.

7.11. Лабораторные работы

Опыт 7.1. Изучение реакции Хилла

Реакция Хилла

В 1939 г. Роберт Хилл (Hill) работая в Кембридже, обнаружил, что изолированные хлоропласты способны высвобождать кислород в присутствии окисляющего агента (акцептора электронов). Это явление получило название реакции Хилла. Некоторые химические вещества способны заменять природный акцептор электронов НАДФ. Одним из таких веществ является синий краситель ДХФИФ (2,6-дихлорфенолиндофенол), который после восстановления становится бесцветным:



Выделение хлоропластов

Материалы и оборудование

Листья шпината, салата латука или капусты
Ножницы
Охлажденная ступка с пестиком (или мешалка, или бытовой миксер)
Марля или нейлон
Фильтровальная воронка
Центрифуга и пробирки для центрифугирования
Водяная баня со льдом и солью
Стеклянная палочка

Растворы (см. примечания)

0,05 М фосфатный буфер, pH 7,0
Среда для выделения хлоропластов
Раствор ДХФИФ (реакционная среда)

Методика

Хлоропласты можно выделить из измельченных листьев шпината, салата латука или капусты, используя охлажденную среду подходящей осмотической и ионной силы и pH. К таким средам относятся 0,4 М раствор сахарозы, 0,01 М KCl и 0,05 М фосфатный буфер с pH 7,0. Чтобы сохранить биохимическую активность выделяемых образцов, все используемые растворы и посуда должны быть охлажденными. Все процедуры следует проводить максимально быстро, поэтому необходимо сначала внимательно изучить метод и оборудование.

Данный метод позволяет выделить достаточно большое количество хлоропластов, чтобы их могли изучать несколько групп студентов, если нет возможности обеспечить выделение хлоропластов каждой группой.

1. Разрежьте ножницами три небольших листа шпината, салата латука или капусты, удалив жилки и черенки. Поместите их в холодную ступку или стакан измельчителя, содержащие 20 мл холодной среды для выделения (можно пропорционально увеличить количество измельченных листьев и объем среды).
2. Энергично и быстро разотрите (время измельчения около 10 с).
3. Поместите в воронку четыре слоя марли или нейлона, смочите их холодной средой для выделения.
4. Профильтруйте через воронку полученный гомогенат. Фильтрат соберите в предварительно охлажденные центрифужные пробирки, помещенные в водяную баню со льдом и солью. Края марли соберите вместе и тщательно отожмите в пробирки.
5. Проследите, чтобы во всех пробирках содержалось примерно одинаковое количество фильтрата.
6. Если ваша настольная центрифуга имеет одну определенную скорость, время центрифугирования должно составлять 2–5 мин (необходимо, чтобы появился небольшой осадок, но время центрифугирования должно быть минимальным). Если же у используемой центрифуги скорость можно менять, центрифугировать фильтрат следует 1–2 мин при 100–200 *g*. Надосадочную жидкость центрифугируйте еще 5 мин при 1000–2000 *g* (этого времени достаточно для получения небольшого осадка, содержащего хлоропласты).
7. Слейте надосадочную жидкость. При помощи стеклянной палочки ресуспендируйте осадок в одной из центрифужных пробирок, добавив в нее около 2 мл среды для выделения. Образовавшуюся суспен-

зию перенесите во вторую центрифужную пробирку и вновь ресуспендируйте осадок. (Если в работе участвует более одной группы студентов, добавьте по 2 мл среды для выделения в каждую центрифужную пробирку и используйте в каждой группе по пробирке.)

8. Храните полученную суспензию хлоропластов в водяной бане со льдом и с солью и используйте как можно быстрее.

Реакция Хилла

Теперь суспензию хлоропластов можно использовать для изучения реакции Хилла. Раствор ДХФИФ должен быть комнатной температуры.

Подготовьте четыре пробирки, в которые налейте:

1) 0,5 мл суспензии хлоропластов +5 мл раствора ДХФИФ. Оставьте пробирку на ярком свету;

2) 0,5 мл среды для выделения +5 мл раствора ДХФИФ. Оставьте пробирку на ярком свету;

3) 0,5 мл суспензии хлоропластов +5 мл раствора ДХФИФ. Пробирку немедленно поместите в темное место;

4) 0,5 мл суспензии хлоропластов +5 мл дистиллированной воды. Эта пробирка будет служить цветовым стандартом, показывающим, каким должен быть цвет суспензии после восстановления ДХФИФ.

Через 20 мин запишите ваши наблюдения.

Если у вас имеется колориметр, то за развитием реакции можно следить, измеряя уменьшение поглощения света красителем, поскольку в окисленной форме он синий, а в восстановленной — бесцветный. В таком случае образцы *2* и *4* следует готовить прямо в кюветах колориметра. Поставьте красный (или желтый) фильтр и выставьте колориметр на ноль, используя суспензию *4* как контроль. Затем поместите в прибор кювету со смесью 1, немедленно снимите для нее показания и вновь поместите пробу на яркий свет. Продолжайте проводить измерения каждые 30 с. Постройте график скорости реакции. Когда восстановление полностью закончится, проведите измерения для образца *3*. Восстановление самого красителя ДХФИФ можно оценить, измерив показания для образца *2*, и используя в качестве стандарта среду для выделения; при этом прибор на ноль следует выводить тоже по раствору среды для выделения. В идеале для полного восстановления требуется около 10 мин.

Примечания

Приготовьте следующие растворы:

0,05 М фосфатный буфер, pH 7,0

$Na_2HPO_4 \cdot 12H_2O$	4,48 г (0,025 М)
KH_2PO_4	1,70 г (0,025 М)

Доведите дистиллированной водой до 500 мл и храните раствор в холодильнике при 0–4 °С.

Среда для выделения

Сахароза	34,23 г (0,4 М)
KCl	0,19 г (0,01 М)

Растворите в фосфатном буфере при комнатной температуре, доведите объем до 250 мл. Храните в холодильнике при 0–4 °С.

Раствор ДХФИФ (реакционная среда)

ДХФИФ	0,007–0,01 г (приблизительно 10^{-4} М)
KCl	0,93 г (0,05 М)

Растворите в фосфатном буфере при комнатной температуре, доведите объем до 250 мл. Храните в холодильнике при 0–4 °С. Используйте при комнатной температуре.

(ВНИМАНИЕ. Хлорид калия является кофактором в реакции Хилла).

7.17. *Какие изменения (если таковые имеются) вы наблюдаете в пробирке 1?*

7.18. *Для чего предназначаются пробирки 2 и 3?*

7.19. *Какие еще органеллы, по вашему мнению, могут содержаться в суспензии хлоропластов?*

7.20. *Как вы можете доказать, что они не участвуют в восстановлении красителя?*

7.21. *Почему среда для выделения должна быть охлажденной?*

7.22. *Почему среда для выделения готовится на фосфатном буфере?*

7.23. *Что является а) донором и б) акцептором электронов в реакции Хилла?*

7.24. *Во время реакции Хилла ДХФИФ действует между акцептором электронов X и ФСI (см. рис. 7.14), при этом выделяется кислород. К какому типу фосфорилирования, по вашему мнению, относится реакция Хилла: циклическому, нециклическому или и тому, и другому?*

Обоснуйте свой ответ.

7.25. *На рис. 7.23 показано, как выглядят хлоропласты после того, как их использовали в приведенном выше опыте.*
На фотографии видны те изменения, которые происходят при переносе хлоропластов из гипертонической среды для выделения, содержащей сахарозу, в гипотоническую реакционную среду.

а) Чем отличается внешний вид хлоропластов, показанных на рис. 7.23, от нормальных хлоропластов?

б) Попытайтесь объяснить, почему перенос хлоропластов в среду с недостатком сахарозы вызывает подобные изменения?

в) Почему желательно, чтобы эти изменения произошли до реакции Хилла?

7.26. *Какое, на ваш взгляд, значение имеет открытие реакции Хилла для понимания механизмов фотосинтетического процесса?*

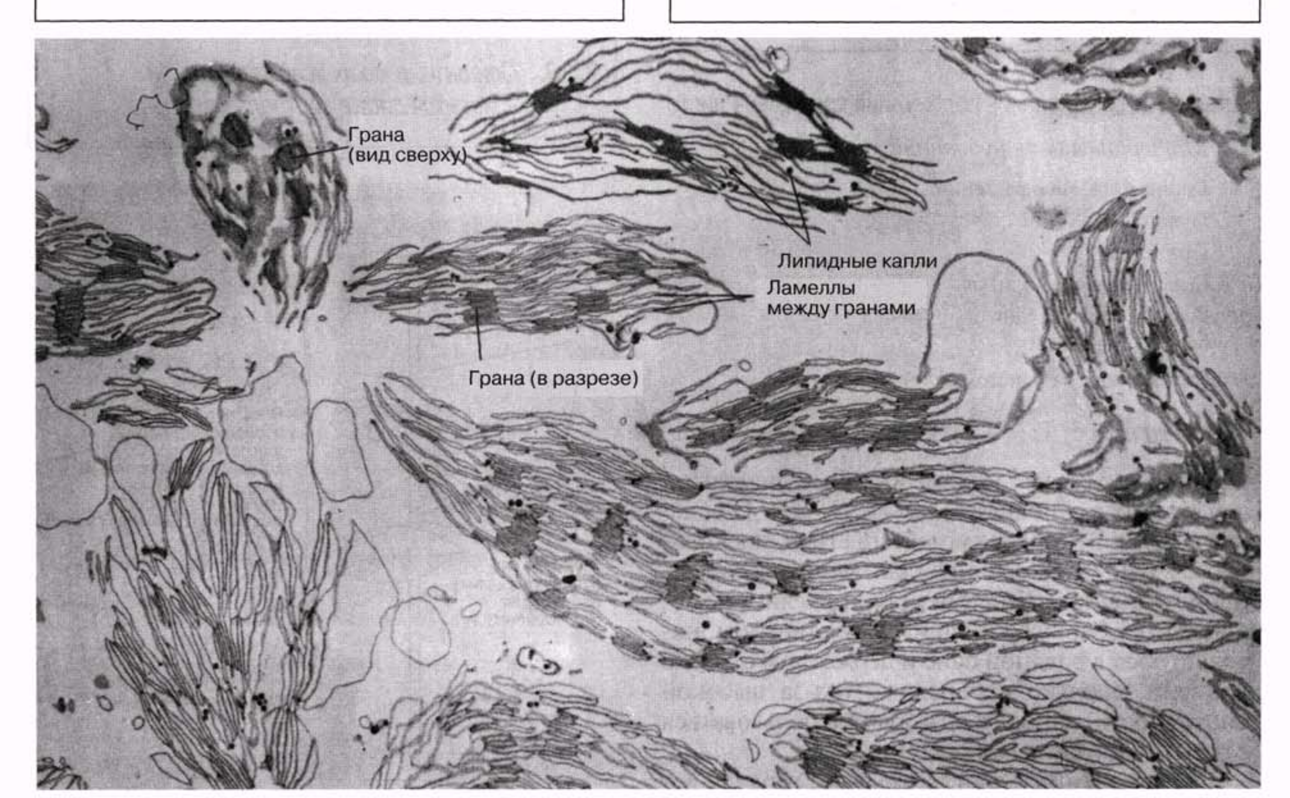


***Рис.** 7.23. Электронная микрофотография хлоропластов после выделения их в гипотоническом растворе. Оболочки и строма утрачены. ×13 485.*

Опыты: Изучение условий протекания фотосинтеза и его продуктов

Некоторые продукты можно использовать в качестве индикаторов того, что фотосинтез действительно имеет место. Первым таким продуктом является фосфоглицериновая кислота, которая быстро превращается в ряд соединений, в том числе в сахара, и затем в крахмал. Последнее соединение очень несложно определить и поэтому оно может служить маркером протекания фотосинтеза. Для проведения подобного эксперимента необходимо использовать листья или целые растения, лишенные крахмала.

Разрушение крахмала в растении

Если оставить растение в темноте на 24–48 ч, то крахмал в нем разрушится. До начала проведения опыта 7.2 желательно проверить полноту удаления крахмала из растения.

> ***7.27.*** *Почему, находясь в темноте, растения теряют крахмал?*

Опыт 7.2: Определение содержания крахмала в листе

Материалы и оборудование

Лист какого-либо растения
Пробирка
Пинцет
Белая кафельная плитка
Горячая водяная баня
90% этанол
Раствор иода в иодистом калии

Методика

Наличие крахмала можно выявить, используя раствор иода в иодистом калии (I_2/KI). Однако сначала лист необходимо обесцветить, поскольку зеленый цвет хлорофилла мешает увидеть происходящие изменения. Для этого лист помещают в пробирку с кипящим 90% этанолом, находящуюся в водяной бане и держат там столько времени, сколько необходимо (из-за высокой способности этанола к возгоранию пользоваться открытыми горелками опасно).

Обесцвеченный лист промывают горячей водой для удаления этанола и смягчения тканей листа. Затем расправляют на белой кафельной плитке и наносят на поверхность красно-коричневый раствор иода, который окрашивает крахмалсодержащие части листа в темно-синий цвет.

Опыт 7.3. Изучение потребности в диоксиде углерода

Материалы и оборудование

Растение с листьями, лишенными крахмала, например герань розовая (*Pelargonium*)
Настольная лампа
Вата
Материалы, необходимые для выявления крахмала
Коническая колба объемом 250 мл
Штатив с зажимами
Известковая вода
20% раствор гидроксида калия

Методика

На рис. 7.24 показана удобная схема изучения потребности растения в диоксиде углерода. Растение необходимо на несколько часов оставить на свету, а затем определить содержание крахмала в листьях.

> ***7.28.*** *Опишите, в каких условиях должен находится лист в контрольном опыте.*

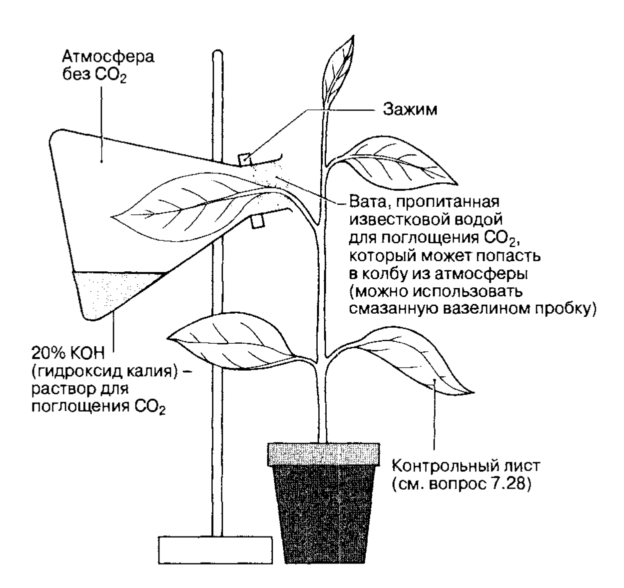


Рис. 7.24. *Изучение потребности в диоксиде углерода при фотосинтезе.*

Более точный эксперимент, свидетельствующий об использовании растением диоксида углерода, состоит в применении $^{14}CO_2$ (радиоактивно меченного соединения), который включается в состав сахаров и других соединений.

7.29. *Исходя из уравнения фотосинтеза, попытайтесь определить, по изменению каких исходных веществ и продуктов реакции можно измерить интенсивность фотосинтеза?*

7.11.1. Измерение интенсивности фотосинтеза

В разд. 7.8 обсуждалось влияние некоторых внешних факторов (таких, как освещенность, концентрация диоксида углерода и температура) на интенсивность фотосинтеза. При изучении влияния конкретного фактора очень важно, чтобы значения всех остальных факторов оставались постоянными и, если это возможно, оптимальными, для того чтобы они не являлись лимитирующими.

Скорость выделения кислорода

Самым простым способом измерения интенсивности фотосинтеза является определение скорости выделения кислорода у водного растения.

Опыт 7.4. Изучение влияния освещенности на интенсивность фотосинтеза

Материалы и оборудование

Аппарат для сбора газа (рис. 7.25)
Пробирка
Стакан объемом 400 мл
Термометр
Ртутная лампа или лампа от проектора
Гидрокарбонат натрия
Линейка
Секундомер
Источник света типа настольной лампы
Элодея канадская (*Elodea*), предварительно несколько часов выдержанная на ярком свету
Детергент (моющее средство)

Методика

Целесообразно использовать элодею (*Elodea*), которая была хорошо освещена и в которой проверена активность протекания фотосинтеза. Если не видно образования пузырьков, то для стимуляции фотосинтеза можно добавить 2–10 г гидрокарбоната натрия на каждый литр воды (это увеличивает содержание диоксида углерода). Кроме того, до начала опыта воду можно аэрировать (пропускать через нее воздух в течение часа).

1. Острым скальпелем срежьте покрытый пузырьками стебелек элодеи длиной около 5 см. Поместите его срезом вверх в пробирку, содержащую ту же воду, в которой растение находилось до этого.
2. Поместите пробирку в стакан с водой комнатной температуры. Запишите температуру воды, которая играет роль теплового щита, и проверяйте ее в течение эксперимента. Она должна оставаться постоянной, а по мере необходимости воду можно обновлять.
3. Заполните аппарат водопроводной водой, проверьте, чтобы нигде не было пузырьков воздуха, затем до упора нажмите поршень шприца (рис. 7.25).
4. Создайте в лаборатории затемнение. Поместите яркий источник света на расстоянии 5 см от растения.
5. В течение 2–3 мин позвольте растению приспособиться (прийти в состояние равновесия) к данной освещенности. Затем удостоверьтесь, что скорость образования пузырьков достаточна (более 10 пузырьков в минуту). Иногда добавляют следовые количества детергента, для того чтобы снизить поверхностное натяжение и облегчить образование пузырьков.
6. Поместите веточку элодеи таким образом, чтобы пузырьки собирались в капиллярной трубке аппарата. Начинайте отсчет времени.
7. Соберите некоторый объем газа за определенное время (например, за 5–10 мин). При помощи поршня продавите пузырек через капилляр в то место, где находится линейка, и измерьте длину пузырька.
8. Переместите пузырек газа дальше в соединительный шланг для того, чтобы не мешать дальнейшим измерениям. Повторите описанную процедуру, увеличивая расстояние между источником света и растением до

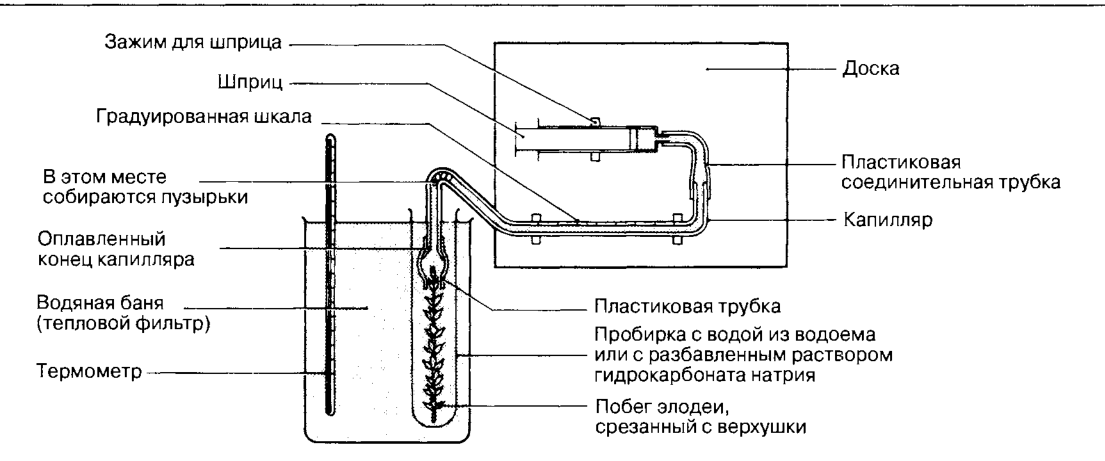


Рис. 7.25. Аппарат для измерения скорости выделения кислорода водным растением в процессе фотосинтеза.

10, 15, 20, 30, 40 и 80 см. В каждом случае давайте растению возможность привыкнуть к новой освещенности. Для всех значений запишите следующие параметры: *а)* расстояние между растением и источником света; *б)* время, ушедшее на сбор газа; *в)* длину собранных пузырьков газа (это значение прямо пропорционально объему).

Результаты

Освещенность данного объекта обратно пропорциональна квадрату расстояния от источника света. Другими словами, увеличение расстояния между растением и источником света приведет к уменьшению освещенности растения не в два, а в четыре раза.

$$LI \propto 1/d^2$$

где LI — освещенность, d — расстояние между объектом и источником света. Постройте график, где по вертикальной оси отложите значения интенсивности фотосинтеза (как длину пузырьков газа, проходящих по капилляру в единицу времени), а по горизонтальной — LI (в виде $1/d^2$ или, что более удобно, — $1000/d^2$).

7.30. *а) Установите, какую закономерность между образованием газа и освещенностью демонстрируют результаты проведенных вами опытов?*

б) Для чего необходимо поддерживать постоянными температуру и затемненность лаборатории?

7.31. *Каковы основные источники погрешностей в данном эксперименте?*

7.32. *Если бы собранный газ был проанализирован, то оказалось бы, что это* не чистый кислород. *Как Вы можете это объяснить?*

7.33. *Почему до начала эксперимента воду желательно аэрировать?*

Существует более простая и быстрая (хотя и менее точная) методика определения скорости образования кислорода: подсчет пузырьков газа, выделяемых со срезанного конца веточки элодеи за определенный промежуток времени. В результате такого опыта получаются вполне удовлетворительные данные, хотя из-за различных размеров пузырьков могут возникать ошибки. Эту проблему можно решить, добавив следовые количества детергента для снижения поверхностного натяжения (см. пункт 5 выше). Элодею можно закрепить на дне пробирки при помощи пластилина.

7.12. Точки компенсации

Результатом фотосинтеза является поглощение диоксида углерода и выделение кислорода. Вместе с тем при дыхании кислород потребляется, а диоксид углерода — выделяется. Если постоянно увеличивать освещенность с нулевого значения, то соответственно будет расти и интенсивность фотосинтеза (рис. 7.20). Через какое-то время наступит такой момент, когда фотосинтез и дыхание будут точно уравновешивать друг друга, так что видимый обмен кислорода и CO_2

прекратится. Такое состояние называется **точкой компенсации** или точнее, **световой точкой компенсации.** Эта точка соответствует такой интенсивности освещения, при которой суммарный газообмен равен нулю.

Поскольку концентрация диоксида углерода также влияет на интенсивность фотосинтеза, существует и углекислотная **точка компенсации**. Это значение представляет собой такую концентрацию диоксида углерода, при которой суммарный газообмен равен нулю при данной интенсивности освещения. Увеличение концентрации диоксида углерода приблизительно до 0,1% (1000 ч·млн.$^{-1}$) приводит к росту интенсивности фотосинтеза. Для большинства растений умеренного климата значение углекислотной точки компенсации, ниже которого фотосинтез превышает дыхание, составляет 50–100 ч·млн.$^{-1}$, если свет не является лимитирующим фактором. Концентрация атмосферного диоксида углерода в норме составляет 300–400 ч·млн.$^{-1}$, поэтому при нормальных освещенности и атмосферных условиях она заведомо выше значения точки компенсации.

Опыт 7.5. Изучение газообмена в листьях

Материалы и оборудование

Четыре тщательно вымытые пробирки с резиновыми пробками
Пинцет
Штатив для пробирок
Шприц на 2 мл
Алюминиевая фольга
Неотбеленная вата-сырец
Сверло для пробки №12
Водяная баня с зажимами для пробирок
Настольная лампа
Свежесорванные листья
Гидрокарбонатный индикатор

До начала опыта раствор гидрокарбонатного (бикарбонатного) индикатора необходимо уравновесить с окружающей атмосферой, продувая через него воздух до тех пор, пока раствор не приобретет вишнево-красную окраску. Гидрокарбонатный индикатор поставляется в виде концентрированного раствора и до начала опытов его необходимо развести в десять раз. Для уравновешивания раствора с атмосферным диоксидом углерода воздух *извне* лаборатории прокачивается через раствор индикатора. Для этого раствор помещается в чистую стеклянную промывалку, на носик которой надевается шланг, свободный конец которого выбрасывается за окно. К этой системе подключают водоструйный насос и пропускают пузырьки воздуха до тех пор, пока не перестанет наблюдаться изменение окраски индикатора. На этой стадии индикатор имеет темно-красный цвет, а в пробирках он будет оранжево-красным. Эта процедура требует времени, что необходимо предусмотреть заранее (для аэрирования 100 мл индикатора требуется по крайней мере 20 мин).

Метод

1. Пометьте четыре пробирки (A, B, C и D).
2. Сполосните эти пробирки и шприц на 2 мл небольшим количеством раствора индикатора.
3. Шприцем добавьте по 2 мл раствора индикатора в каждую пробирку. Не берите пробирки за края, так как находящаяся в составе пота кислота может повлиять на индикатор. Старайтесь дышать в сторону, чтобы выдыхаемый вами воздух не попал в открытую пробирку.
4. Пробирки A и C оберните алюминиевой фольгой.
5. Подготовьте пробирки, как показано на рис. 7.26, используя по две высечки из листьев на пробирку (высечки делайте при помощи сверла № 12 для пробок).

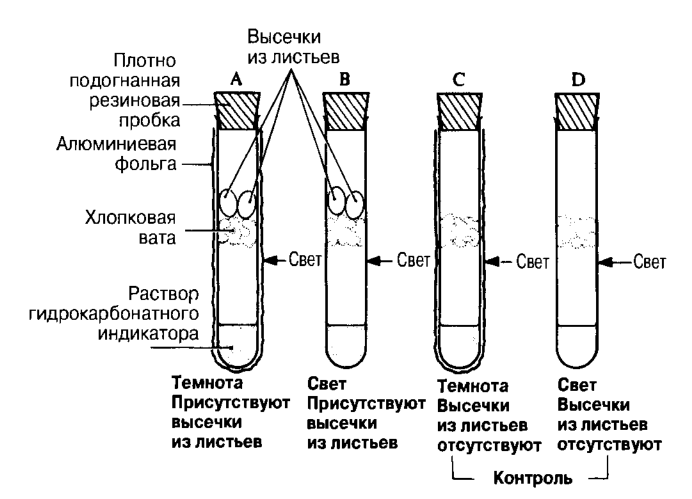


Рис. 7.26. *Эксперимент по изучению газообмена в листьях.*

6. Расположите пробирки таким образом, чтобы они равномерно освещались настольной лампой.
7. Для предотвращения повышения температуры во время эксперимента между пробирками и источником света поместите тепловой фильтр, например стеклянный сосуд с водой. Можно еще закрепить пробирки в водяной бане.
8. Заметьте, какой цвет индикатора в каждой пробирке.
9. Периодически аккуратно перемешивайте пробирки. Оставьте их по крайней мере на 2 ч, а лучше на всю ночь. Запишите конечную окраску (на белом фоне) индикатора в каждой из пробирок.

Результаты

Результаты можно объяснить на основе приведенной ниже схемы:

Желтый Оранжевый Красный Фиолетовый

◄—Чистая продукция CO_2 —| |—Чистое потребление CO_2 —►

◄———— Увеличение кислотности ————

———— Увеличение щелочности ————►

Если кислотность среды повышается, то это может быть результатом выделения углекислого газа и его растворения в индикаторе. А если среда становится более щелочной, то это указывает на снижение концентрации углекислого газа.

7.34. *Какие выводы вы можете сделать на основе полученных результатов и для чего необходим контроль?*

7.35. *Как называется точка равновесия, при которой нет ни дальнейшего потребления, ни образования диоксида углерода в пробирке Б, содержащей высечки листьев?*

Модификации данного эксперимента

1. **Сравнение интенсивностей фотосинтеза.** Используя высечки из листьев, а не целый лист, можно провести ряд сравнительных исследований: влияния различной освещенности или, например, возраста листьев (для чего берут старые и молодые листья одного и того же растения), окраски листа (берут листья разных растений, например, C_3- и C_4-растений — см. «C_4-фотосинтез»). Изучая интенсивность фотосинтеза, цвет индикатора можно сравнивать во время или в конце эксперимента. Если изучается влияние освещенности, то необходимо использовать ртутную лампу. Интересным может быть сравнение тенелюбивых растений, таких как двулепестник (*Circaea lutetiana*) с другими растениями. В ходе этого эксперимента можно выяснить, протекает ли в первом растении фотосинтез при низкой освещенности (т. е. насколько ниже у них точка компенсации).
2. **Использование водных растений вместо высечки из листьев.** Если в опыте используются водные растения, такие как элодея, то их необходимо предварительно тщательно промыть дистиллированной водой, для того чтобы отмыть остатки грязи и озерной воды и уменьшить влияние микроорганизмов на результаты. Эти растения помещают прямо в раствор индикатора так, чтобы они были им полностью покрыты. Сам индикаторный раствор за время эксперимента не влияет на растение.



ГЕТЕРОТРОФНОЕ ПИТАНИЕ

Как отмечалось в начале гл. 7, питание представляет собой процесс получения энергии и веществ для клеточного метаболизма, в том числе для репарации и роста клеток. **Гетеротрофные организмы,** или гетеротрофы — это организмы, которые используют **органические источники углерода** (рис. 8.1). Было бы весьма полезным, если вы еще не сделали этого, прочитать разд. 7.1 и 7.2 на этом этапе.

Выживание гетеротрофов прямо или косвенно зависит от активности автотрофов. Все животные, грибы и большинство бактерий являются гетеротрофами (табл. 2.3). Практически все они получают энергию, потребляя пищу; именно вопросам, связанным с питанием гетеротрофов, будет посвящена данная глава. Существуют, однако, некоторые бактерии, способные использовать энергию света для синтеза собственных органических соединений из другого органического сырья. Таких бактерий называют **фотогетеротрофами** (табл. 2.3).

Гетеротрофы получают пищу самыми разнообразными способами. Однако пути превращения пищи в удобную для усвоения форму у многих организмов сходны и состоят из следующих процессов:

1) **переваривание** — расщепление крупных и сложных молекулярных комплексов, составляющих пищу, до более простых и растворимых форм;
2) **всасывание** — поглощение растворимых молекул, полученных в результате переваривания, тканями организма;

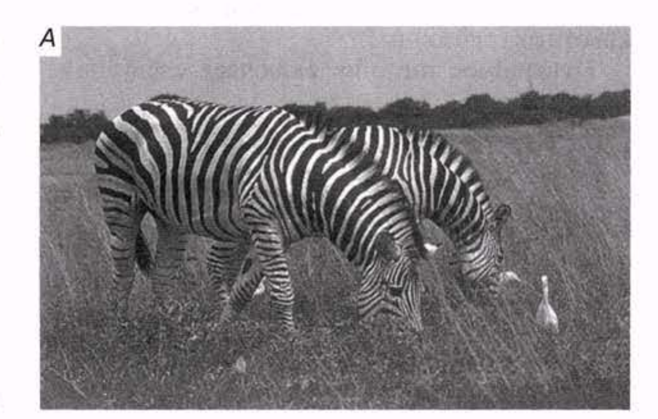




***Рис. 8.1.** А. Зебры, поедающие траву. Трава содержит энергию, полученную от солнечного света и углерод, полученный из диоксида углерода в процессе фотосинтеза (автотрофное питание). Зебра получает энергию и углерод из травы (гетеротрофное питание). Б. Лев, поедающий зебру. Лев — плотоядное животное, а зебра — травоядное.*

3) **ассимиляция** — использование поглощенных молекул для тех или иных целей.

Для удобства можно выделить следующие типы гетеротрофного питания: **голозойное**, **сапротрофное**, **мутуализм** и **паразитизм**, хотя иногда довольно трудно провести четкую границу между перечисленными формами. В разд. 8.1 будут рассмотрены все эти типы.

8.1. Типы гетеротрофного питания

8.1.1. Голозойное питание

Термин **голозойное** применим в основном к диким животным, со специализированным **пищеварительным трактом**, или **каналом**. Большинство животных голозойные.

Голозойное питание включает следующие процессы.

1. **Заглатывание** обеспечивает захват пищи.
2. **Переваривание** — это расщепление крупных органических молекул на более мелкие и легче растворимые в воде. Переваривание можно разделить на два этапа. **Механическое переваривание**, или механическое разрушение пищи, например зубами. **Химическое переваривание** — это переваривание при помощи ферментов. Реакции, осуществляющие химическое переваривание, называются **гидролитическими**. Переваривание может быть как **внеклеточным** (происходит вне клетки), так и **внутриклеточным** (происходит внутри клетки).
3. **Всасывание** представляет собой перенос растворимых молекул, полученных в результате расщепления питательных веществ, через мембрану в соответствующие ткани. Эти вещества могут попадать либо непосредственно в клетки, либо сначала в кровяное русло, а уже затем переноситься в разные органы.
4. **Усвоение (ассимиляция)** — это использование поглощенных молекул для обеспечения энергией или веществами всех тканей и органов.
5. **Выделение (экскреция)** — эвакуация из организма непереваренных остатков пищи и выведение конечных продуктов обмена.

Животные, питающиеся растениями, называются **растительноядными**, питающиеся другими животными — **плотоядными**, а питающиеся смешанной пищей, т. е. и животной, и растительной, — **всеядными**. Некоторые животные (микрофаги) питаются мельчайшими частицами, например дождевые черви или фильтрующие организмы, такие как двустворчатые моллюски. Другие поглощают пищу в жидком виде, как, например, тли, бабочки и комары. Бывают животные, которые используют в пищу относительно крупные частицы, например гидра и актинии, захватывающие добычу щупальцами, или же крупные плотоядные, например акулы.

8.1.2. Сапротрофное питание

(*sapros* — гнилой, *trophē* — пища, питание)

Организмы, питающиеся мертвыми или разлагающимися органическими остатками называются **сапротрофами**. Для обозначения таких организмов иногда используют другие термины, означающие, однако, то же самое — сапрофиты (сапрофитное питание) и сапробионты (сапробионтное питание). Многие грибы и бактерии являются сапротрофами, например грибы *Mucor*, *Rhizopus* и дрожжи. Для переваривания сапротрофы выделяют в пищу ферменты, а затем поглощают и усваивают продукты этого внеклеточного переваривания. Сапротрофы питаются мертвыми органическими остатками растений и животных. Таким образом, сапротрофы уничтожают органические остатки путем их разложения. Многие из образующихся простых веществ не используются самими сапротрофами, поэтому они поступают в пищу растениям. Следовательно, активность сапротрофов обеспечивает весьма важные связи между круговоротами биогенных элементов, делая возможным возврат этих элементов живым организмам.

Сапротрофное питание грибов Mucor и Rhizopus

Mucor и *Rhizopus* относятся к обычным плесеням. Их можно обнаружить на хлебе, хотя они могут жить и в почве. *Mucor* был подробно описан в разд. 2.5.2. *Rhizopus* встречается даже чаще и по своему строению и образу жизни очень похож на *Mucor*. Оба гриба легко выращивать в лабораторных условиях. Их гифы проникают в питательную среду, на которой они растут, и из кончиков гиф секретируются гидролизующие фер-

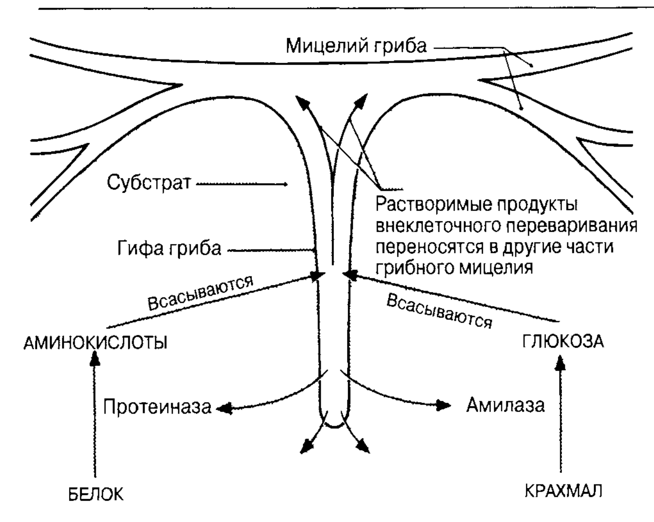


Рис. 8.2. Внеклеточное переваривание и всасывание на примере грибов Mucor и Rhizopus.

менты. На рис. 8.2 приведены результаты такого внеклеточного переваривания. Амилазы и протеиназы осуществляют соответственно расщепление крахмала до глюкозы и белков до аминокислот. Тонкий и хорошо разветвленный мицелий у *Mucor* и *Rhizopus* обеспечивает большую поверхность всасывания. Глюкоза используется во время дыхания для обеспечения гриба энергией, необходимой для протекания метаболических процессов. Кроме того, глюкоза и аминокислоты идут на рост и восстановление тканей гриба. В цитоплазме хранятся избыток глюкозы, превращенный в гликоген и жир, и избыток аминокислот в виде белковых гранул.

> ***8.1.** Кратко опишите, какую пользу приносят грибы Mucor и Rhizopus человеку.*

8.1.3. Симбиоз: мутуализм, паразитизм и комменсализм

Термин **симбиоз** буквально означает «совместная жизнь». Он был введен немецким ученым де Бари в 1879 г., который описал это явление как «совместное существование разноименных организмов». Другими словами, симбиоз — это ассоциация между двумя или большим числом организмов разных видов. Со времени де Бари многие биологи сузили понятие «симбиоз» и стали подразумевать под ним тесные взаимоотношения между двумя или более организмами различных видов, **приносящие выгоду всем партнерам**.

С семидесятых годов XX в. симбиоз как раздел биологии приобрел большее значение. К настоящему времени, например, стало известно, что бóльшая часть растений получает необходимые питательные вещества с помощью грибов, а азот фиксируется главным образом симбиотическими бактериями. Открытие того факта, что ферментация в рубце жвачных животных происходит при содействии симбиотических организмов, имеет важное значение для повышения продуктивности крупного рогатого скота. Вместе с тем биологи стали осознавать, что степень близости взаимоотношений, выгоды или вреда в подобных случаях может сильно варьировать. В связи с этим большинство современных биологов используют определение симбиоза, сходное с определением, данным де Бари и одобренное Обществом экспериментальной биологии в 1975 г.[1]

В данной книге будут использоваться определения, приведенные ниже. Акцент делается на том, насколько выгодными для обоих участников являются взаимоотношения между ними.

Симбиоз — это совместное проживание в тесном взаимодействии двух или более организмов различного вида. Многие подобные ассоциации состоят из трех и более «партнеров» с совместным питанием. Существует три основных типа симбиотических отношений:

1) **мутуализм**, или взаимовыгодные отношения обоих «партнеров»;
2) **паразитизм**, при котором выгоду получает один «партнер», причиняя другому вред;
3) **комменсализм**, при котором для одного «партнера» это выгодные отношения, тогда как для другого они не приносят ни пользы, ни вреда.

Мутуализм

Мутуализм представляет собой тесные отношения между двумя живыми организмами различных видов, взаимовыгодные для обоих «партне-

---

[1] Литература: SEB symposia XXIX, *Symbiosis*, CUP (1975) D. H. Jennings, D. L. Lee (eds,); G. H. Harper (1985) «Teaching symbiosis» *J. Biol. Ed.* 19 (3), 219—23; D. C. Smith, A. E. Douglas (1987) *The Biology of Symbiosis, Arnold.*

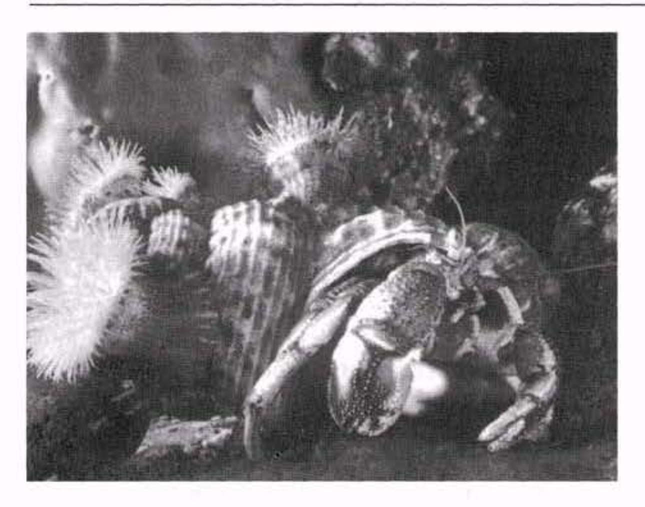


Рис. 8.3. Актинии прикрепляются к раковине брюхоногого моллюска, в которой поселился рак-отшельник.

ров». Например, актиния *Calliactis* прикрепляется к раковине, в которой живет рак-отшельник (рис. 8.3). Актиния питается остатками пищи рака-отшельника и «путешествует» вместе с ним. В то же время актиния маскирует жилище рака и обеспечивает его защиту при помощи стрекательных клеток, расположенных в щупальцах. По-видимому, актиния не может существовать, не прикрепившись к раковине рака-отшельника, но и тот, если актиния вдруг покинет его, начинает искать другую, которую и перенесет на свою раковину.

Травоядные жвачные животные содержат в пищеварительном тракте великое множество бактерий и ресничных инфузорий, переваривающих целлюлозу (разд. 8.6.2). Эти микроскопические организмы способны выживать только в анаэробных условиях пищеварительного тракта жвачных животных. Здесь бактерии и инфузории питаются целлюлозой, в большом количестве содержащейся в пище хозяина, превращая ее в более простые соединения, которые жвачные уже способны переварить дальше и усвоить.

В качестве важного примера мутуализма можно привести образование корневых клубеньков бактерией *Rhizobium* (разд. 7.10.2). Другими примерами служат микориза (разд. 7.10.2) и эндосимбиоз (разд. 8.1.3).

Паразитизм (parà – около; sitos – пища)

Паразитизм представляет собой тесное взаимодействие между двумя живыми организмами различных видов, которое выгодно одному из них (**паразиту**), но при этом наносит вред другому (**хозяину**). От хозяина паразит получает не только пищу, но и убежище. Удачливый паразит способен жить с хозяином, не нанося ему большого вреда. Иногда бывает трудно установить степень приносимых пользы или вреда.

Паразиты, живущие на наружной поверхности хозяина, называются **эктопаразитами** (например, клещи, блохи, пиявки). Они не всегда ведут исключительно паразитический образ жизни. Паразиты, обитающие внутри хозяина, получили название **эндопаразитов**, например *Plasmodium* (простейшее, вызывающее малярию; гл. 15), свиной цепень *Taenia* и печеночная двуустка *Fasciola*. Если организм постоянно ведет паразитический образ жизни, то его называют **облигатным паразитом**, например *Phytophthora*, вызывающая раннюю гниль картофеля (разд. 2.6.2). К **факультативным паразитам** относятся грибы, которые, помимо паразитического способа питания, используют и сапротрофный. Примерами таких организмов могут служить гриб *Candida*, вызывающий молочницу у человека (разд. 2.5.3), и *Pythium*, вызывающий выпревание рассады (разд. 2.5.3). В некоторых случаях факультативные паразиты (например, *Pythium*) убивают своих хозяев, а затем живут сапротрофно на мертвых остатках.

Паразиты являются высокоспециализированными и обладающими многочисленными адаптациями организмами, многие из которых связаны со своими хозяевами и их образом жизни. Это особенно хорошо видно на примере свиного цепня *Taenia*, который адаптирован к жизни в кишечнике, а также печеночной двуустки *Fasciola*, живущей в желчных протоках. Жизненный цикл печеночной двуустки описан в разд. 2.8.3 и на рис. 2.5.1.

Как и печеночная двуустка свиной цепень *Taenia* принадлежит к типу плоских червей. В отличие от свободноживущих планарий у этих животных имеется множество адаптаций к их паразитическому образу жизни (разд. 2.8.3). Некоторые из этих адаптаций представлены на рис. 8.4, а особенности питания обсуждаются ниже.

В отличие от свободноживущих плоских червей цепни не имеют собственного кишечника или каких-либо других пищеварительных структур, поскольку они поглощают предварительно переваренную пищу через кутикулу. (Высокое

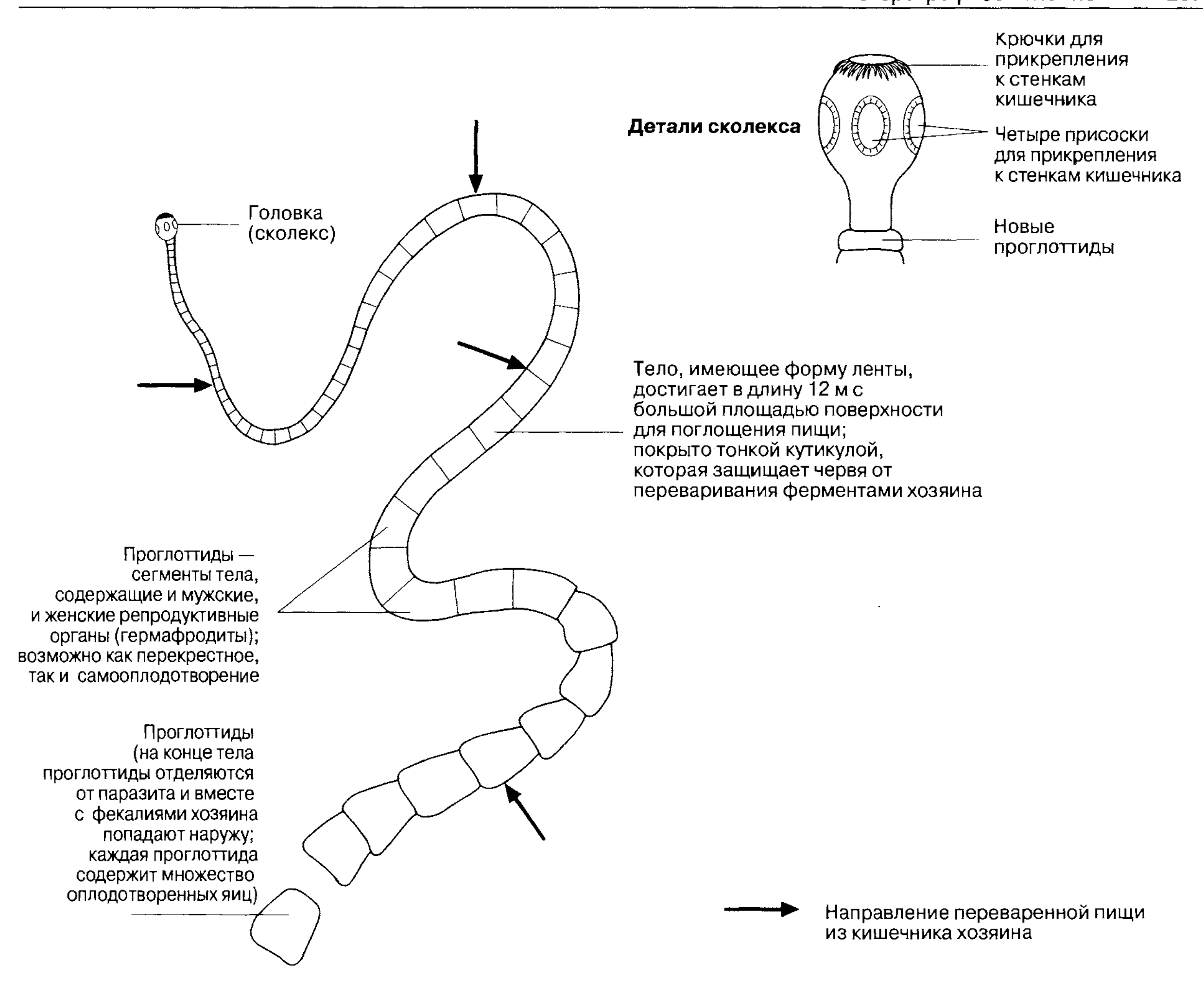


Рис. 8.4. Строение взрослого свиного цепня (Taenia).

отношение площади поверхности к объему у плоских червей означает отсутствие необходимости в специальной внутренней транспортной системе, например кровеносной, так как питательные вещества могут быстро доставляться ко всем частям тела.) Ленточным червям не нужны специальные органы чувств, такие как глаза, потому что они живут в темноте, в неизменном окружении и им не нужно перемещаться в поисках пищи, поэтому у них отсутствуют локомоторные органы. (Свободноживущие плоские черви имеют простые глаза и способны перемещаться, совершая скользящие движения за счет работы ресничек.) Этими различиями обусловлено более слабое развитие нервной системы ленточных червей по сравнению с нервной системой свободноживущих плоских червей. Кроме того, цепни могут выдерживать низкие концентрации кислорода в кишечнике и дышать анаэробно.

В табл. 8.1 приведены некоторые структурные, физиологические и репродуктивные особенности, встречающиеся у различных паразитов. Микроорганизмы, которые вызывают различные болезни, также можно рассматривать как паразитов (разд. 8.1.3).

> ***8.2.*** *Перечислите структурные, физиологические и репродуктивные особенности, которые делают успешной паразитическую жизнь печеночной двуустки (Fasciola).*

Таблица 8.1. Некоторые особенности строения, физиологии и размножения паразитов

	Тип модификации	*Примеры*
Структурные особенности	Полное отсутствие или частичная дегенерация пищеварительного канала и локомоторных органов — черты, характерные для кишечных паразитов	*Fasciola* (печеночная двуустка), *Taenia* (свиной цепень)
	Высокоспециализированные ротовые части, как у животных, питающихся жидкой пищей	*Pulex* (блоха), *Aphis* (тля)
	Развитие гаусторий у некоторых паразитов зеленых растений	*Cuscuta* (повилика) (цветковое растение, принадлежащее к сем. вьюнковых, не имеет хлорофилла и паразитирует на различных зеленых растениях)
	Приспособления для внедрения в стенку тела хозяина	Паразитические нематоды
	Органы прикрепления, такие как крючья и присоски	*Taenia*, *Hirudo* (пиявки), *Fasciola*
	Покровы тела устойчивы к действию ферментов	*Taenia*, *Fasciola*
	Редукция органов чувств, связанная с постоянством внешней среды паразита	*Taenia*
Физиологические особенности	Паразит выделяет ферменты наружу для переваривания тканей хозяина	Грибы, *Plasmodium* (простейшее, инфицирующее млекопитающих и птиц, а у человека вызывающее малярию)
	Синтез антикоагулянтов паразитами, питающимися кровью	*Pulex*, *Hirudo*
	Чувствительность к химическим веществам, позволяющая паразиту находить оптимальные условия в теле хозяина	*Plasmodium*
	Синтез пищеварительных ферментов, способствующих проникновению паразита в тело хозяина	*Cuscuta*
	Способность к дыханию в анаэробных условиях	Паразиты кишечника
Репродуктивные особенности	Гермафродиты, что в случае необходимости допускает самооплодотворение	*Taenia*, *Fasciola*
	Продукция огромного числа яиц, цист и спор	*Taenia*, *Fasciola*
	Устойчивость яиц, цист и спор во внешней среде	*Phytophtora* (возбудитель фитофтороза картофеля)
	Наличие специализированных стадий в жизненном цикле	*Fasciola*
	Наличие промежуточных хозяев, выполняющих функцию переносчиков	*Taenia*, *Fasciola*, *Plasmodium*

Комменсализм (com – вместе; mensa – стол)

Комменсализм представляет собой тесную связь между двумя живыми организмами разных видов, выгодную для одного из них (комменсала) и никак не влияющую на другого (хозяина). Иными словами, термин комменсализм означает «питание за одним столом» и используется для описания симбиотических отношений, которые не подходят под категории мутуализма или паразитизма. Примером может служить колониальный полип *Hydractinia*, который прикрепляется к раковинам брюхоногих моллюсков, где живут раки-отшельники. Полип питается остатками

пищи рака-отшельника. В данном случае раку совершенно безразлично такое сосуществование. Другими примерами являются орхидные растения и лишайники (комменсалы), растущие на деревьях (хозяине).

8.2. Механизмы питания у животных

8.2.1. Фильтрование

Животные, питающиеся таким образом — фильтраторы, — отфильтровывают из воды небольшие частицы органического вещества. Так питаются многие моллюски, например мидия обыкновенная (*Mytilus edulis*), которая прикрепляется к скалам и камням в мелких прибрежных водах (рис. 8.5). Мидия относится к двустворчатым моллюскам. Раковина этих моллюсков состоит из двух соединенных между собой половинок, или створок. Внутри раковины находятся две большие жабры, по одной с каждой стороны. Жабры покрыты тонкими волосками, называемыми **ресничками**. Движение ресничек создает ток воды, попадающей внутрь животного по трубке, называемой **входным сифоном**, и выводящейся по трубке, называемой **выходным сифоном** (рис. 8.5). Эта вода содержит необходимую моллюску пищу, такую как микроскопические простейшие и водоросли. Многочисленные секреторные клетки, расположенные среди ресничек, вырабатывают потоки липкой слизи, захватывающие частицы пищи. Далее эта пища с помощью лент из особых ресничек продвигается в сторону рта, который расположен около переднего края жабры. Ротовое отверстие окружают специальные структуры, также покрытые ресничками, в которых частицы пищи сортируются до того, как они попадут в рот. Пищеварительный канал устрицы состоит из желудка и короткого кишечника, заканчивающийся анальным отверстием, расположенным около выходного сифона.

8.2.2. Питание с помощью щупалец

К типу Cnidaria относятся животные с очень простым строением тела (разд. 2.8.2) — это медузы, актинии и пресноводная гидра. Все эти животные плотоядны, и для захвата пищи имеют щупальца, которые окружают ротовое отверстие (см. рис. 2.47 и 2.48). У этих животных нет настоящего кишечника и его роль выполняет простой мешок **(гастральная полость)**, открытая со стороны рта. Пища попадает в организм через рот **(заглатывание)**, но и все непереваренные остатки выводятся также через рот.

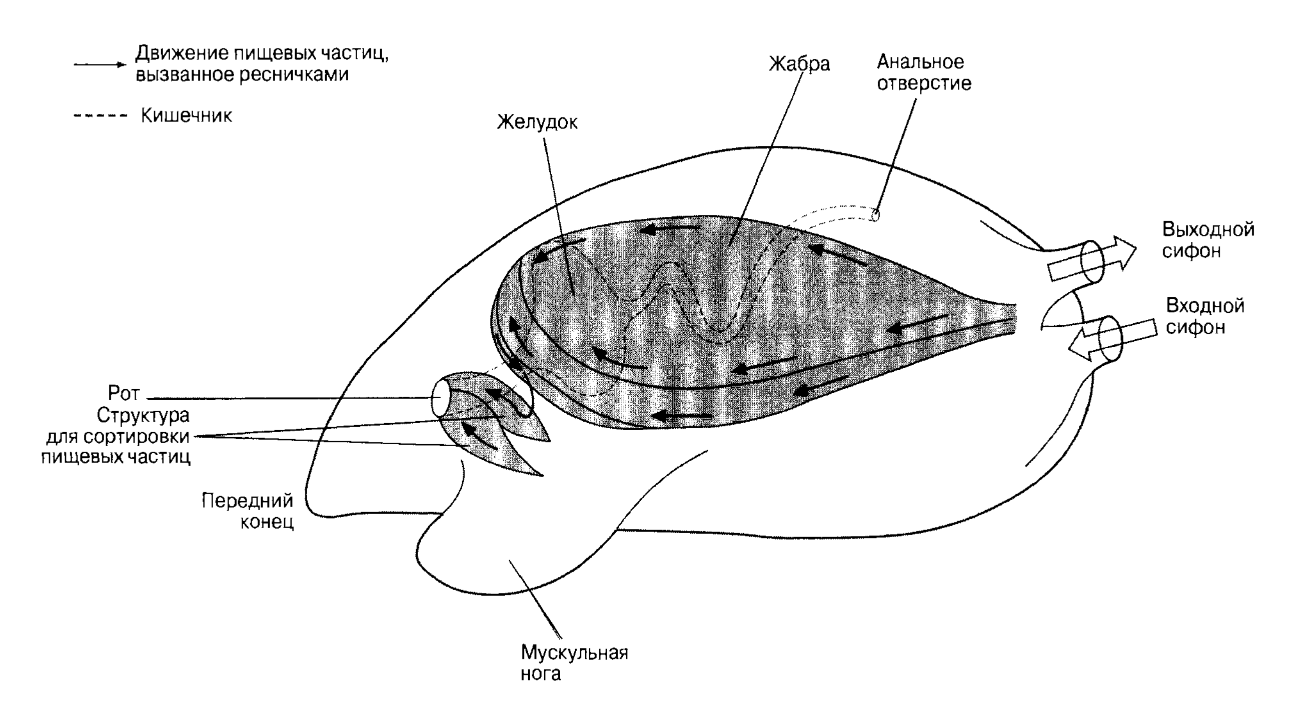
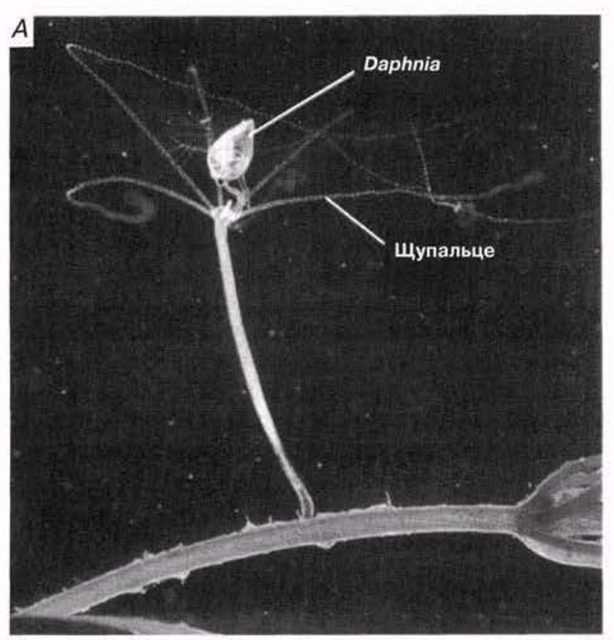
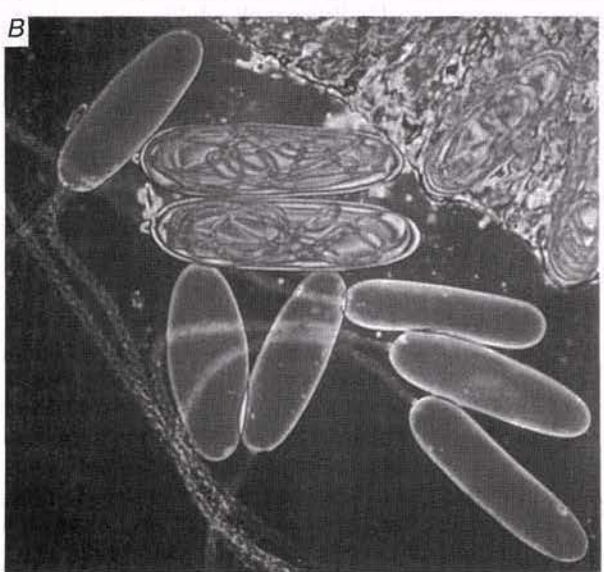
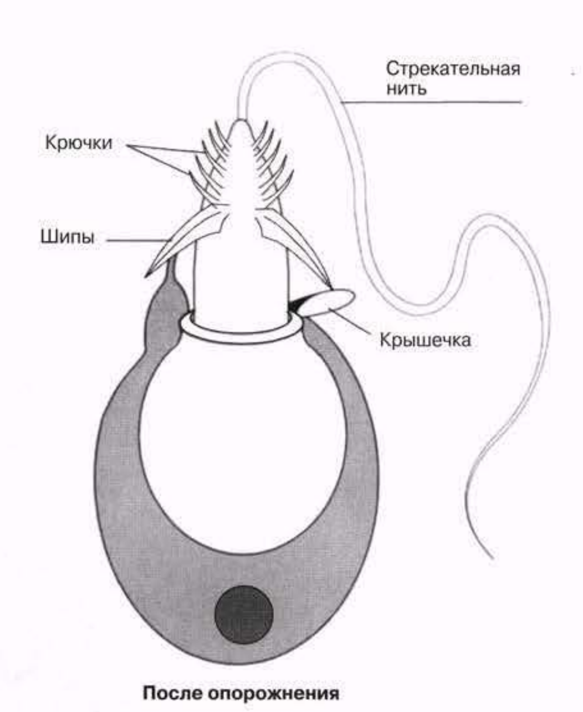


Рис. 8.5. Фильтрующий способ питания у мидии (Mytilus edulis).









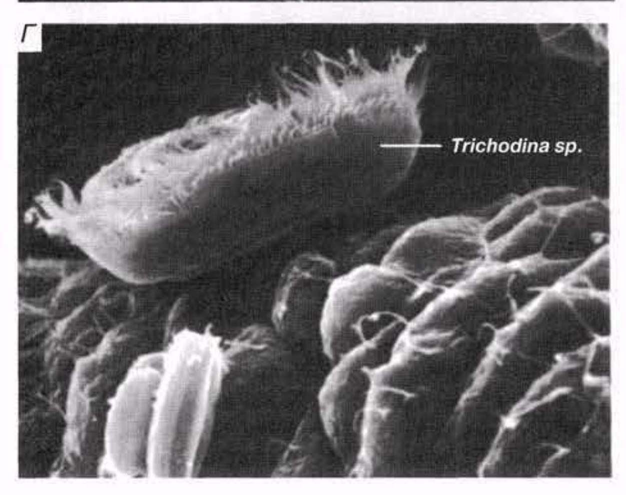


Рис. 8.6. А. Гидра, захватывающая водяную блоху (Daphnia). Б. Нематобласт до и после опорожнения. В. Группа нематоцистов актинии Rhodactis hodostoma. За исключением двух нематоцистов все уже разрядили свои жалящие нити. Микрофотография получена с помощью светового микроскопа. Г. Trichodina, пойманная щупальцами гидры. Микрофотография получена с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Вдоль наружной поверхности щупалец расположены стрекательные клетки, называемые **нематобластами**. При стимуляции этих клеток активируется пусковой механизм, внешне напоминающий волосок, и происходит взрывообразный выброс содержимого клеток (рис. 8.6). Как правило, на стрекательные клетки одновременно должны воздействовать два раздражителя, например прикосновение и соответствующие химические вещества («запах»). Существуют несколько типов нематобластов. У некоторых из них имеются шипы, которые проникают в жертву во время «атаки» стрекательных клеток. У других — небольшие крючки, зацепляющие жертву, и длинные полые нити (жало у медуз), выделяющие ядовитое вещество, способное парализовать или даже убить жертву. Эти нити могут быть липкими и опутывать жертву. Опутанная нитями жертва щупальцами направляется в рот для переваривания. Через широко открытое ротовое отверстие жертва попадает в гастральную полость, после чего начинается первая внеклеточная фаза пищеварения. Когда пища будет расщеплена до небольших фрагментов, ее с помощью фагоцитоза захватят клетки, выстилающие гастральную полость; в этих клетках и происходит окончательное внутриклеточное пищеварение. Жертвами гидры обычно становятся дафнии (*Daphnia*) и циклопы (*Cyclops*), небольшие ракообразные, обитающие в пресной воде.

8.2.3. Питание детритом

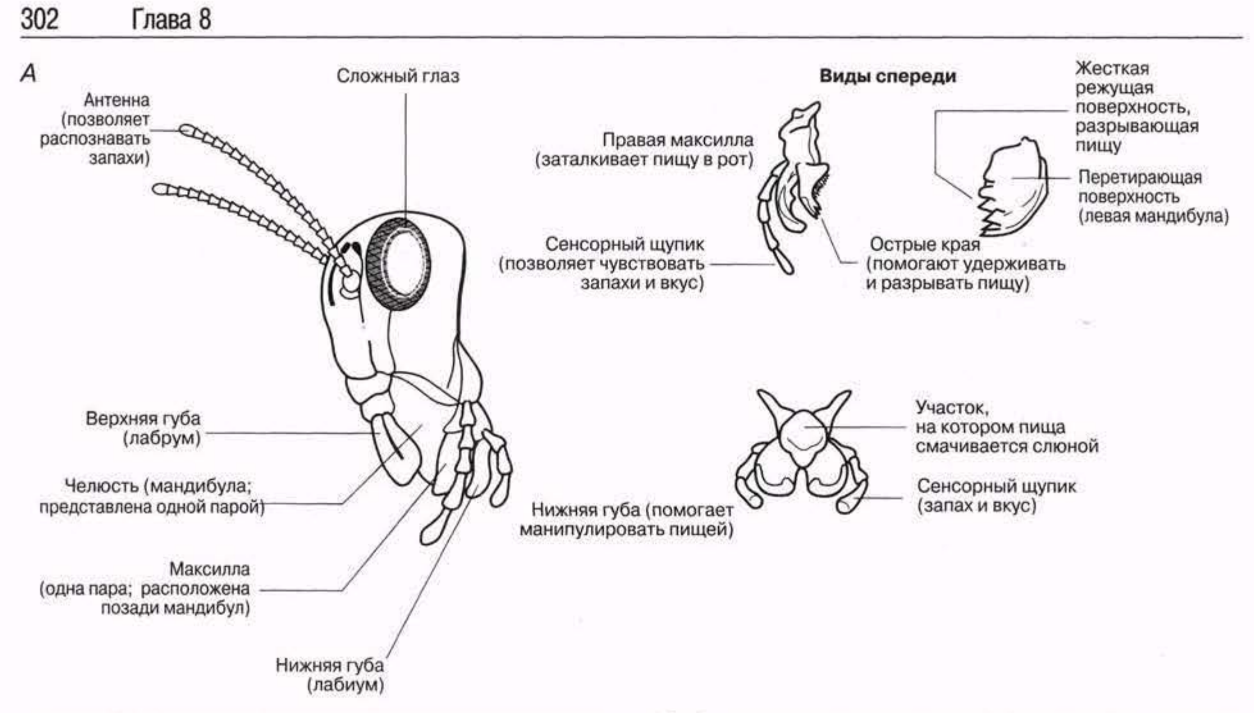
Детрит представляет собой свежую или разложившуюся органическую материю, обычно встречающуюся на поверхности почвы. Организмы, питающиеся детритом, называются **детритоядными** или **детритофагами**. Примером таких животных могут служить дождевые черви. Детритофаги обычно участвуют в первой стадии переработки мертвого материала и поэтому играют важную роль в экосистеме. Дождевой червь (рис. 2.58) потребляет фрагменты детрита, в особенности остатки растений, находящиеся на поверхности почвы или в норке, куда они затаскиваются животным. Кусочки пищи измельчаются, смачиваются щелочным секретом, выделяемым глоткой, и проглатываются. Дождевые черви могут питаться и органическими веществами, находящимися в почве, которую они заглатывают во время рытья норок.

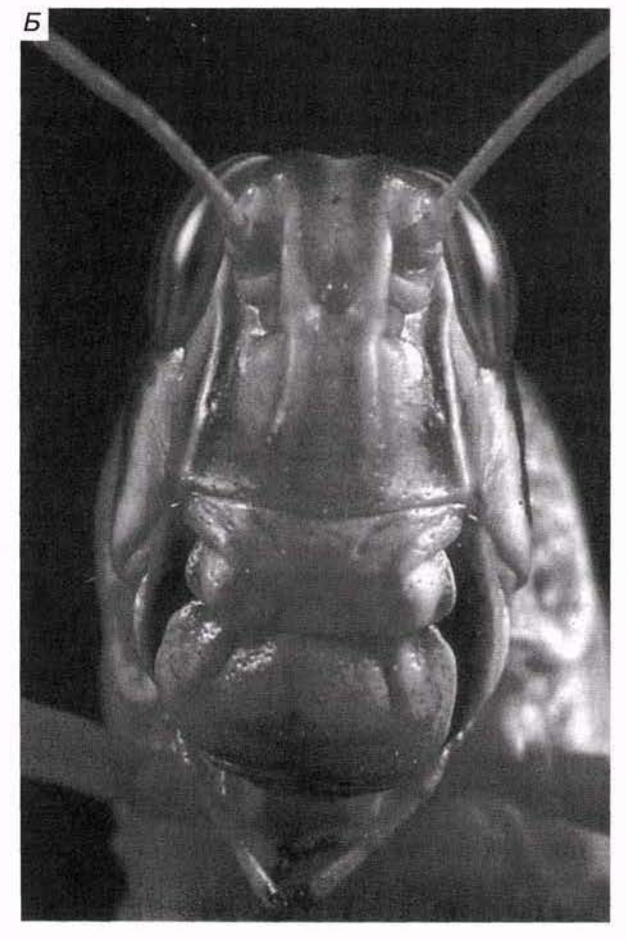
Пищеварительный тракт дождевого червя имеет вид прямой трубки, которая простирается от ротового отверстия до анального. Каждый его участок имеет свою специализацию в переваривании и всасывании поглощенной пищи. Любой непереваренный материал выделяется через анальное отверстие в виде характерных катышек.

Впервые на важную роль дождевых червей в поддержании структуры и плодородия почвы обратил внимание Чарлз Дарвин. В плодородной почве может насчитываться до двух миллионов дождевых червей на гектар. Проходя через кишечник червя почва размельчается и обогащается различными элементами, а затем в виде экскрементов выносится на поверхность. Это улучшает ее структуру и обеспечивает своего рода вспахивание (по приблизительным оценкам, такой оборот почвы составляет около 50 т на гектар в год). Конечные продукты азотистого обмена червей в свою очередь добавляют питательные вещества в почву; эти вещества в дальнейшем могут использовать растения. Связывание избытка кальция в виде его солей уменьшает кислотность почвы, что в целом улучшает рост растений. Вырытые червями ходы обеспечивают хорошую аэрацию почвы и дренаж, в результате чего большее количество кислорода поступает к корням растений. Затаскивая детрит с поверхности почвы в свои норки, земляные черви увеличивают общую скорость разложения органических веществ и продуктивность экосистемы.

8.2.4. Кусающие и жующие ротовые части

Многие насекомые питаются растительной пищей, и их ротовые части приспособлены для откусывания и пережевывания растений. Некоторые растительноядные насекомые наносят большой вред урожаю сельскохозяйственных культур. Одним из важнейших примеров таких насекомых является саранча. Ее ротовые части имеют сложное строение (рис. 8.7). Чтобы лучше понять устройство ротовых частей насекомого, мы несколько подробнее остановимся на строении тела насекомого в целом. Оно состоит из ряда сегментов (разд. 2.8.6). Каждый сегмент несет пару членистых придатков. В головной области эти придатки могут быть модифицированы для целей питания. Саранча в качестве ротовых частей использует придатки 4-, 5- и 6-го сегментов головы. Придатки окружают рот, который расположен на нижней поверхности головы. На рис. 8.7 видна последовательность расположения элементов ротового аппарата саранчи. К их числу относятся: верхняя губа **(лабрум)**, пара верхних челюстей **(манди-**





бул), пара нижних челюстей **(максилл)** и нижняя губа **(лабиум)**. Мандибулы расположены на 4-м сегменте, максиллы — на 5-м, а нижняя губа (сросшаяся пара придатков) — на 6-м.

При кормлении саранча крепко зажимает лист между верхней и нижней губами. Двигаясь из стороны в сторону, верхние челюсти отрывают и размельчают кусочки листьев. Опять же с помощью максилл нижняя губа, содержащая слюну, проталкивает смоченную пищу в рот, где она и заглатывается. Сенсорные придатки, называемые **пальпами**, позволяют саранче опознавать пищу по ее запаху и вкусу.

Саранчовые являются серьезными вредителями в жарких областях Земного шара — Африке, Индии, Пакистане, Среднем Востоке и Южной Америке. Нашествия саранчи в древнем Египте описываются в Библии. Вспышки численности саранчи происходят с нерегулярными интервалами и продолжаются в течение нескольких сезонов. Популяция саранчи постепенно растет от низкой плотности до высокой, находящейся в «эпицентре вспышки»; когда количество пищи в «эпицентре становится ограниченным, бóльшая часть популяции начинает мигрировать к новым местам обитания.На этом этапе саранча скапливается в огромных количествах и

Рис. 8.7. А. Ротовые части саранчи. Б. Фронтальный вид головы саранчи, на котором видны ротовые части.

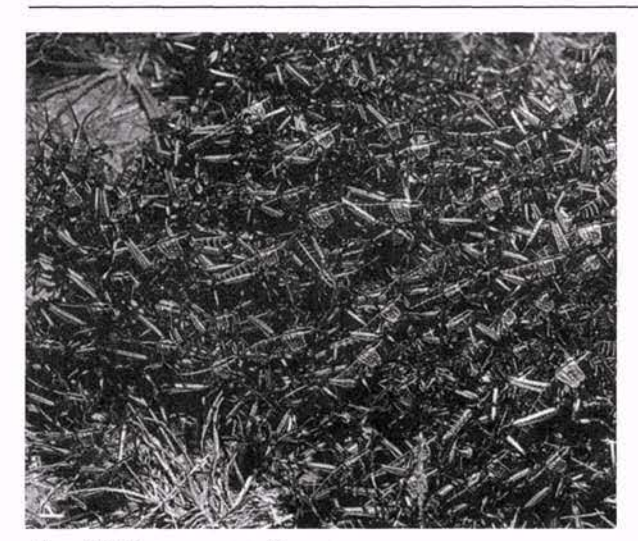


Рис. 8.8. Роящиеся особи саранчи.

все взрослые особи мигрируют одновременно как огромный рой, в который могут входить более 10 миллиардов особей. Эти полчища способны съедать более 100 000 тонн пищи в день (рис. 8.8). Они могут полностью уничтожить большие площади растительности, опустошив сельскохозяйственные угодья, что приводит к настоящему голоду. Международное сотрудничество обеспечивает постоянное наблюдение за популяциями саранчи. Это в сочетании с исследованием миграционного поведения саранчи позволяет получить быстрый ответ, каким образом минимизировать наносимый вред. Заранее определяются и опрыскиваются инсектицидами места повышенной опасности. Саранчовые рои отслеживаются и уничтожаются с помощью самолетов и наземной техники.

8.2.5. Питание жидкой пищей

Некоторые насекомые питаются жидкой пищей, используя специализированные ротовые части для сосания, например бабочки, или **прокалывания** и **сосания**, например тли и комары.

Сосание

Бабочки, такие как капустная белянка (рис. 2.61), питаются при помощи **хоботка**. Он образуется из двух **максилл** (у саранчи, как отмечалось выше, они имеют совершенно иную структуру и выполняют иные функции). Часть каждой максиллы сильно вытянута и в поперечном сечении имеет

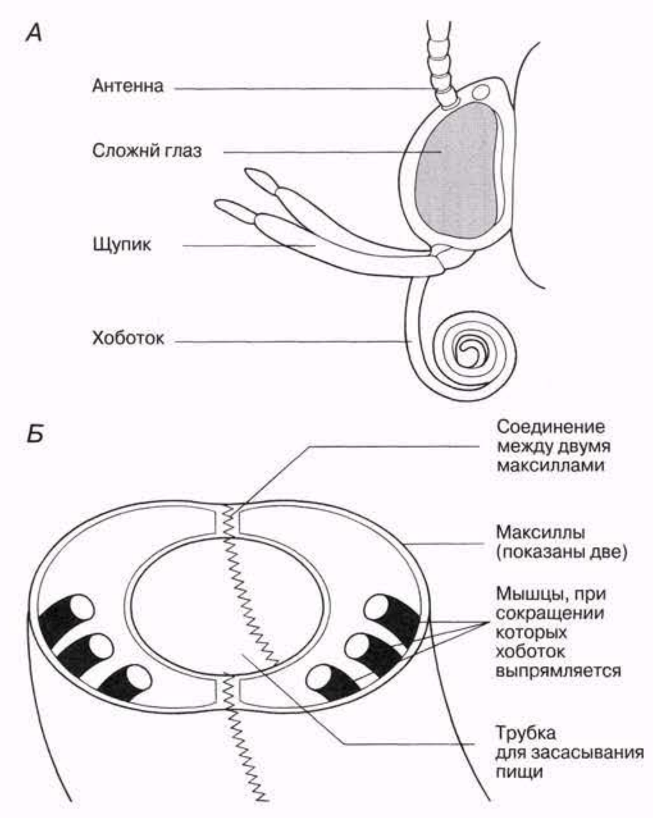


Рис. 8.9. А. Ротовые части бабочки. Б. Детали строения хоботка (показан поперечный разрез).

вид буквы С (рис. 8.9). Два С-образных участка точно подогнаны друг к другу и образуют стенки длинной трубки, или хоботка. Мандибулы (верхние челюсти), в отличие от саранчи, отсутствуют, а сенсорные пальпы развиты хуже. В состоянии покоя хоботок расположен под головой и закручен в виде спирали. Во время сосания хоботок распрямляется под действием рефлекторного сокращения мышц внутри каждой половины хоботка.

Бабочки питаются нектаром, который они собирают на цветках. Хоботок проникает в венчик цветка и погружается прямо в нектар, который представляет собой разбавленный раствор сахара. Мышцы глотки (рис. 8.9) начинают сокращаться, и нектар засасывается в рот насекомого. Часто длина хоботка бабочки соответствует глубине трубки венчика, так что каждый вид бабочек обычно посещает только один или несколько видов растений. Бабочки являются важными агентами опыления, следовательно, эти виды зависят друг от друга. Такая зависимость может служить примером мутуализма.

А

Мандибулы
Нижняя губа
Хоботок
Стилет
Стилет, образованный двумя максиллами

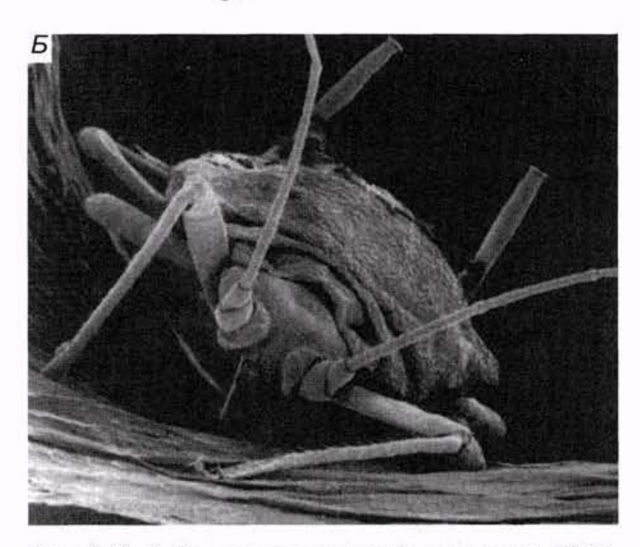


Рис. 8.10. А. Ротовые части тли (на основе рис. 28.15, А и 28.16, А р. 152 Introduction to Biology, 5th ed., D. G. Mackean, John Murray (1973)). Б. Микрофотография тли, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа; тля пытается стилетом проколоть лист растения.

Прокалывание и сосание

Тли питаются соком растений, высасывая его из листьев и стеблей. Как и у бабочек у тлей имеются специализированные удлиненные ротовые части, которые образуют хоботок. Однако он модифицирован таким образом, чтобы не только сосать, но и прокалывать растительные ткани. Хоботок должен проникнуть в длинную ситовидную трубку флоэмы, по которой течет высококонцентрированный раствор сахарозы и других питательных веществ, необходимых растению.

У тли максиллы подогнаны друг к другу так, что образуют острый колющий хоботок, называемый **стилетом** (рис. 8.10). Расчлененная нижняя губа служит влагалищем стилета и не участвует в прокалывании. В ткани растения проникает только стилет, достигая ситовидной трубки. На этом работа тли завершена, поскольку содержимое ситовидной трубки находится под давлением и само засасывается в стилет, а затем в пищеварительный канал.

Ученые использовали тлю для изучения содержимого ситовидных трубок. После анестезирования кормящейся тли ее тело отсекали от стилета, по которому продолжал поступать сок из ситовидной трубки. Тли являются серьезными вредителями сельскохозяйственных и садовых культур. Нападениям тлей подвергаются многие важные культуры: злаки, бобы, картофель, фруктовые деревья и кустарники, хлопчатник. Не избегают этой участи и тепличные культуры. Для борьбы с тлей используются и биологические, и химические методы. Например, божья коровка, являясь хищником, активно «пожирает» тлей. Однако обработка инсектицидами способна помимо тлей уничтожить и божьих коровок, и других насекомых-хищников. Поэтому иногда такая обработка приводит к обратному эффекту — росту популяции тли. Кроме вреда, непосредственно приносимого урожаю, тли могут быть переносчиками вирусных болезней от одного растения к другому.

8.3. Пищеварительный канал человека

Переваривание и всасывание у человека происходит в пищеварительном или желудочно-кишечном тракте, или, проще говоря, в пищеварительной трубке, протянувшейся от ротового отверстия до анального. Поскольку стенка пищеварительной трубки является продолжением наружной поверхности тела, находящаяся в

Ротовая полость (пережевывание)

Слюнные железы (секретируют слюну, которая смачивает и смазывает пищу, а также содержит ферменты амилазы)

Глотка (глотание)

Пищевод (мышечная трубка, по которой пища продвигается от глотки к желудку)

Печень (секретирует желчь, необходимую для эмульгирования жиров)

Желчный пузырь (хранит и концентрирует желчь, поступающую из печени)

Двенадцатиперстная кишка (переваривание и всасывание пищи; сюда поступают желчь из печени и панкреатический сок из поджелудочной железы)

Поджелудочная железа (секретирует панкреатический сок для переваривания крахмала, белка и жиров)

Желудок (мешок для кратковременного хранения пищи после ее принятия; выделяющийся здесь желудочный сок начинает переваривание белков; кислота убивает многие микроорганизмы)

Подвздошная кишка (завершается переваривание пищи и ее всасывание)

Толстая кишка (всасывание большей части оставшейся воды и солей)

Слепая кишка

Слепой отросток

Прямая кишка (хранение фекалий)

Анальное отверстие (выведение фекалий)

Рис. 8.11. *Общий план расположения органов пищеварительного тракта человека и их функции.*

ней пища, оказывается как бы снаружи тела. Пища может быть усвоена организмом только после того, как она будет механически измельчена при участии зубов и мышц кишечных стенок (механическое переваривание), а затем входящие в ее состав сложные высокомолекулярные соединения подвергнутся расщеплению под воздействием ферментов и превратятся в достаточно простые молекулы (химическое переваривание), способные всасываться клетками стенок кишечника. Отсюда питательные вещества попадают в кровь или лимфу, которые доставляют их клеткам различных тканей организма, где они окончательно **усваиваются**. Непереваренные остатки пищи **выбрасываются** через анальное отверстие. На данном этапе полезно вспомнить основные процессы, из которых складывается питание (разд. 8.1.1).

Пищеварительный тракт человека делится на специализированные участки (отделы), каждый из которых играет определенную роль в общем процессе переваривания и всасывания. Эти отделы и краткое описание их функций представлены на рис. 8.11.

8.3.1. Обобщенное строение пищеварительного тракта человека

Каждый отдел пищеварительной трубки обладает определенными морфологическими и физиологическими особенностями, но все они построены по общему плану, показанному на рис. 8.12. Стенка пищеварительной трубки состоит из четырех различных слоев: слизистой оболочки, подслизистой основы, мышечной оболочки и серозной оболочки.

Слизистая оболочка

Слизистая оболочка является самым внутренним слоем пищеварительной трубки и состоит из: **эпителиальной выстилки, собственной пластинки и мышечной пластинки.** Именно в этой оболочке находится большое число железистых клеток и происходит всасывание.

Клетки эпителиальной выстилки секретируют большое количество слизи, которая обволакивает пищу, облегчая таким образом ее прохождение по пищеварительному тракту. Слизь также предотвращает переваривание стенок кишечника собственными ферментами. Некоторые эпителиальные клетки несут на поверхности микроворсинки, содержащие внедренные в мембраны ферменты. Микроворсинки можно видеть в световой микроскоп как тонкий слой с характерной исчерченностью, расположенной перпендикулярно поверхности клеток; благодаря такой исчерченности слой был назван **щеточной каемкой**. Эпителиальные клетки лежат на базальной мембране, под которой находится **собственная пластинка**. Последняя состоит из поддерживающего слоя соединительной ткани, содержащей кровеносные и лимфатические сосуды. Многие участки собственной пластинки содержат также железы, образованные впячиваниями эпителия. Снаружи от собственной пластинки располагается

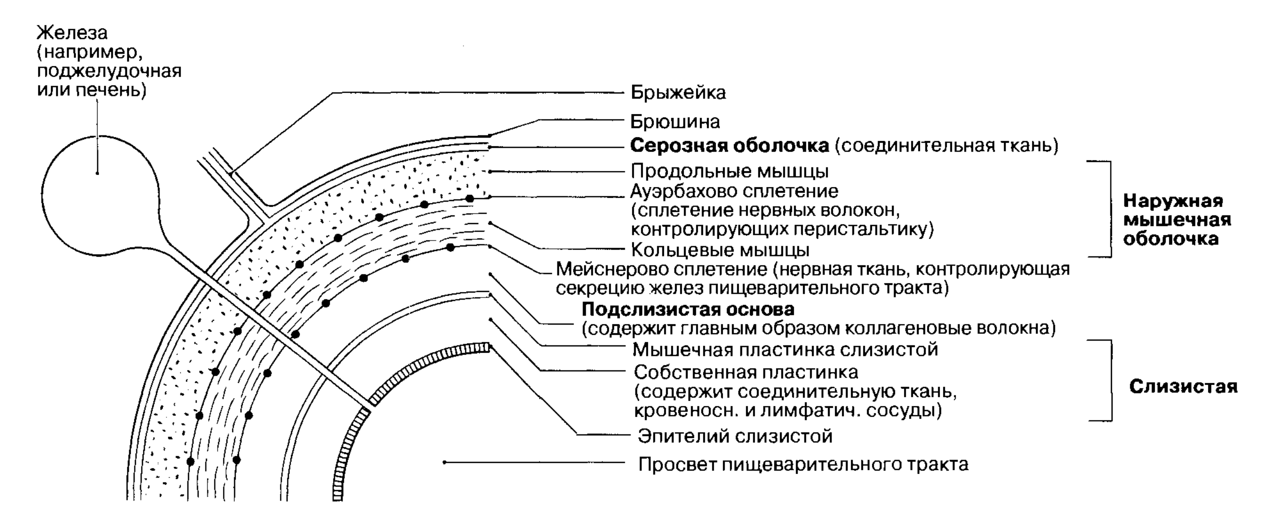


Рис. 8.12. Общий план строения пищеварительной трубки (поперечный разрез).

мышечная пластинка слизистой — тонкий слой гладких мышц. Основное назначение данного слоя — образование слизистой и подслизистой в некоторых отделах пищеварительного тракта.

Подслизистая основа

Подслизистая основа состоит из соединительной ткани, содержащей нервные сплетения, кровеносные и лимфатические сосуды, коллагеновые и эластические волокна. В подслизистой основе двенадцатиперстной кишки имеются слизистые железы, выделяющие свой секрет через протоки на поверхность слизистой оболочки.

Наружная мышечная пластинка

Мышечная пластинка состоит из двух слоев гладких мышц — кольцевого и наружного продольного. Работа гладких мышц контролируется вегетативной нервной системой, их движения непроизвольны, т. е. находятся вне сознательного контроля головного мозга. Координированное сокращение этих двух слоев создают волнообразные перестальтические движения стенок кишечника, которые способствуют продвижению пищи. Эти же движения обеспечивают перемешивание пищи (разд. 8.3.5).

Между слоями кольцевых и продольных мышц находится **ауэрбахово нервное сплетение**. Ауэрбахово нервное сплетение состоит из нервов вегетативной системы, контролирующих перистальтику. Импульсы, проходящие по симпатическим нервам, приводят к расслаблению мышц пищеварительного тракта и сокращению сфинктеров, тогда как импульсы, проходящие по парасимпатическим нервам, стимулируют сокращение стенок кишечника и расслабление сфинктеров. Между слоем кольцевых мышц и подслизистой основой расположено еще одно нервное сплетение — **мейснерово**, контролирующее секрецию желез стенки пищеварительного тракта.

В ряде участков пищеварительной трубки слой кольцевых мышц утолщается, образуя структуры, называемые **сфинктерами**. Расслабления и сокращения сфинктеров контролируют перемещение пищевого комка из одного отдела пищеварительного тракта в другой. Сфинктеры находятся в местах перехода пищевода в желудок (кардиальный сфинктер), желудка в двенадцатиперстную кишку (пилорический сфинктер), подвздошной кишки в слепую и вокруг анального отверстия.

Серозная оболочка

Серозная оболочка образует самый наружный слой пищеварительной трубки. Она состоит из рыхлой волокнистой соединительной ткани.

Снаружи поверхность пищеварительной трубки на всем ее протяжении (кроме пищевода) покрыта **брюшиной**. Брюшина выстилает также брюшную полость, в которой расположена основная часть пищеварительного тракта, и образует **брыжейку**, которая поддерживает и подвешивает к задней стенке тела желудок и кишечник. Брыжейка образована двумя слоями брюшины; в ней располагаются нервы, кровеносные и лимфатические сосуды, идущие как по направлению к кишечнику, так и от него. Поверхность брюшины влажная, что уменьшает трение, возникающее при соприкосновении отделов кишечника друг с другом и с другими органами.

8.3.2. Зубной аппарат человека

Типы зубов

У человека имеются две челюсти — неподвижная верхняя и подвижная нижняя. Обе челюсти снабжены зубами, которые используются для измельчения **(пережевывания)** пищи. Этот механический процесс увеличивает площадь поверхности пищи, доступной действию ферментов. Зубы представляют собой очень твердые образования, идеально приспособленные для выполнения своей функции. У человека в течение жизни развиваются два различных набора зубов. Первыми появляются **молочные зубы**, которые постепенно заменяются **постоянными зубами**. Зубы человека имеют различную форму и размеры и обладают разной жевательной поверхностью. Общее число постоянных зубов у человека — 32, из них 8 резцов (i), 4 клыка (c), 8 ложнокоренных (премоляров; pm) и 12 коренных (моляров; m). Состав зубов принято выражать **зубной формулой**. Для постоянных зубов человека она имеет следующий вид:

$$2\left[\mathrm{i}\frac{2}{2}\ \ \mathrm{c}\frac{1}{1}\ \ \mathrm{pm}\frac{2}{2}\ \ \mathrm{m}\frac{3}{3}\right]$$

где буквы являются начальными буквами латинских названий зубов; над чертой пишется число зубов каждого типа в верхней, а под чертой — в нижней челюсти с каждой стороны (рис. 8.13).

Число, размеры и форма зубов обусловлены той пищей, которую потребляет человек. Описание строения и функций зубов каждого типа приведено ниже:

А

Б

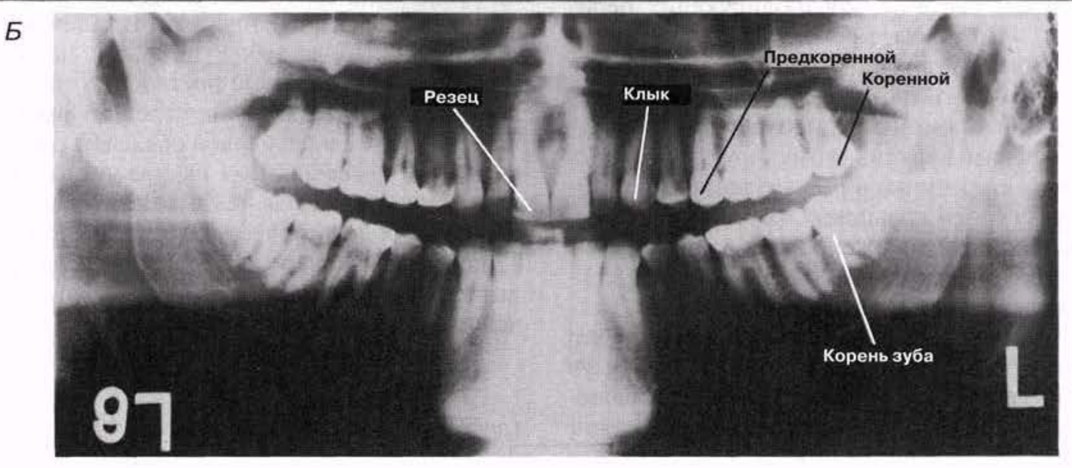


Рис. 8.13. *А. Рентгеновский снимок головы человека, на котором виден ряд постоянных зубов, расположенных с одной стороны. Б. Рентгеновский снимок головы человека спереди; виден полный ряд постоянных зубов. Зубная формула:*

$$2\left[i\frac{2}{2}\ c\frac{1}{1}\ pm\frac{2}{2}\ m\frac{3}{3}\right]$$

1. *Резцы*, расположенные в ротовой полости спереди, имеют ровные острые края, которые используются для откусывания и «разрезания» пищи (рис. 8.13).
2. *Клыки* имеют конусовидную форму. У человека они развиты слабо, но очень хорошо развиты у плотоядных животных, которым они служат для захватывания и умерщвления жертвы, а затем разрывания ее на куски.
3. *Малые коренные зубы* (*предкоренные, премоляры*) имеют один или два корня и два бугорка на жевательной поверхности. Они предназначены для раздавливания, перетирания пищи, хотя у человека они могут использоваться и для разрывания пищи.
4. *Коренные зубы* (*моляры*) имеют несколько корней (верхние — три, а нижние — два). На жевательной поверхности коренного зуба располагаются по четыре или пять бугорков. Эти зубы служат для дробления и перемалывания пищи. В молочном наборе человека эти зубы отсутствуют.

Общий план строения зуба

Видимая часть зуба, называемая **коронкой**, покрыта **эмалью** (рис. 8.14) — самым твердым веществом организма, относительно устойчивым к разрушению. **Шейка** зуба погружена в **десну**, а **корень** располагается в челюстной кости. Под эмалью находится **дентин**, формирующий основную массу зуба. Дентин достаточно прочен, хотя по твердости и устойчивости к разрушениям он уступает эмали. Он пронизан многочисленными канальцами, содержащими цитоплазматические отростки **одонтобластов** — клеток, образующих

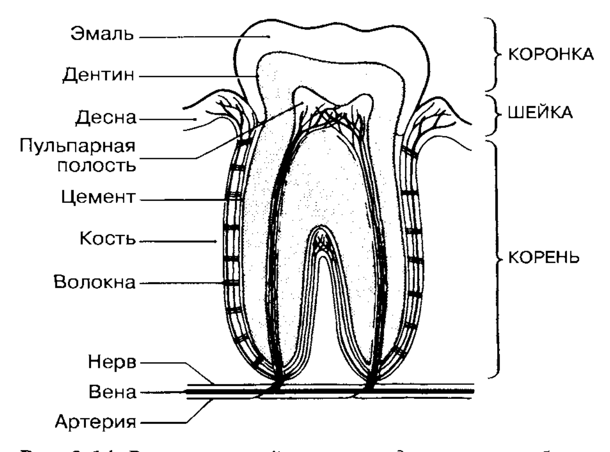


Рис. 8.14. *Вертикальный разрез предкоренного зуба.*

дентин. **Пульпарная полость** зуба содержит одонтобласты, сенсорные нервные окончания и кровеносные сосуды, доставляющие питательные вещества живым тканям зуба и удаляющие конечные продукты их жизнедеятельности.

Корень зуба покрыт **цементом** — веществом, похожим на кость. Многочисленные **волокна**, прикрепленные одним концом к цементу, а другим — к кости, прочно удерживают зуб на своем месте. Однако зуб обладает некоторой подвижностью, благодаря чему уменьшается вероятность того, что зуб сломается при жевании.

Заболевания зубов

Существуют два основных заболевания зубов — пародонтоз и кариес. Причина обоих заболеваний — образование зубного **налета**, представляющего собой смесь из бактерий и веществ слюны. Если позволить бактериям скапливаться, то они вызовут воспаление десен — **пародонтоз**. Вследствие взаимодействия с некоторыми химическими компонентами слюны зубной налет становится твердым и кальцифицированным, в результате чего образуются отложения зубного камня, которые невозможно удалить простой чисткой зубов. Некоторые бактерии, живущие в зубном налете, способны превращать поступающий с пищей сахар в кислоту, которая вызывает **кариес** (рис. 8.15).

ПАРОДОНТОЗ. Пародонтоз — болезнь десен, вызываемая микроорганизмами, которые присутствуют во рту в составе зубного налета, особенно в области между десной и зубом. Пренебрежение правилами гигиены полости рта создает благоприятные условия для развития этой болезни. Сначала наблюдается воспаление десен. Обычно воспаление не сопровождается болью, однако, если этот процесс не устранить, то создаются условия для дальнейшего развития болезни; оно может распространиться на корень зуба и разрушить волокна, которые удерживают зуб на своем месте. В конце концов зуб расшатывается и может выпасть.

КАРИЕС. Микроорганизмы, входящие в состав зубного налета, способны преобразовывать сахар в кислоту. Сначала эмаль медленно и безболезненно разрушается под действием этой кислоты. Однако когда затрагивается дентин и пульпа, появляется сильная боль, и это состояние грозит потерей зуба. В развитии кариеса играют важную роль несколько факторов. К их числу относятся: длительное употребление продуктов, содержащих сахар; изменение состава слюны; несоблюдение правил

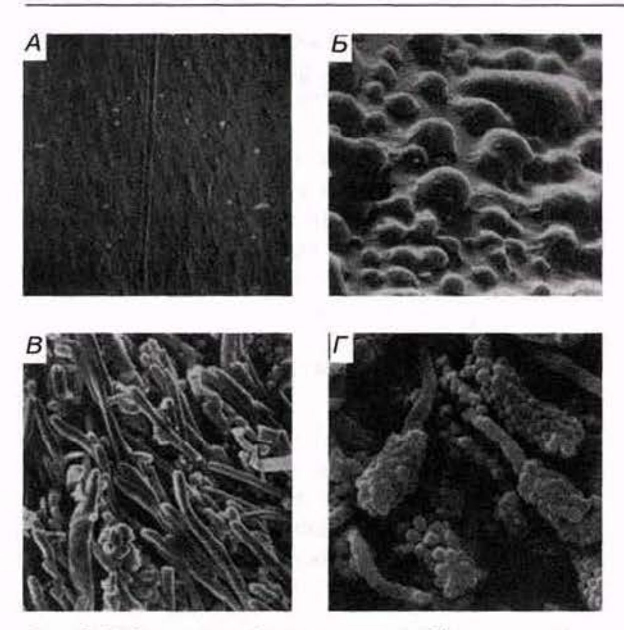
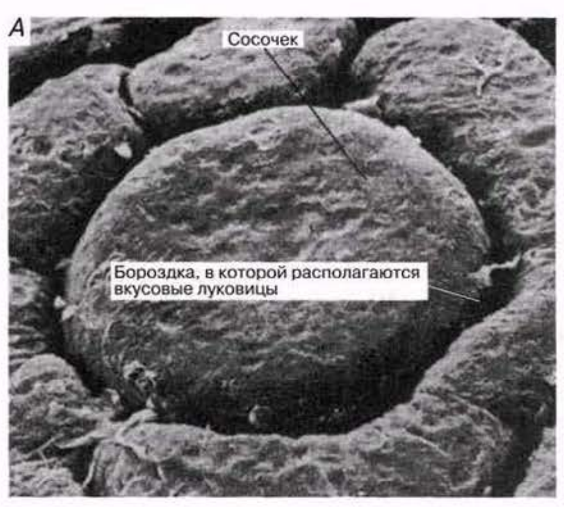


Рис. 8.15. *Развитие зубного налета: А. Сферические бактерии (кокки) первыми заселяют зуб и, размножаясь, образуют пленку. Б. Микроорганизмы внедряются в эту пленку, состоящую из бактериальных секретов и веществ, содержащихся в слюне. В. Сообщество микроорганизмов растет и становится все более сложным; появляются популяции палочковидных и нитевидных бактерий. Г. В «климаксовом» сообществе можно увидеть самые необычные ассоциации между различными популяциями, в том числе и напоминающие кукурузные початки.*

гигиены полости рта и низкий уровень фтора в питьевой воде. Предупреждению развития кариеса способствует добавление фтора к питьевой воде и некоторым продуктам питания, например к молоку; употребление детьми таблеток, содержащих фтор; использование фторированных зубных паст; тщательное соблюдение правил гигиены полости рта; регулярное посещение зубного врача и специалиста по гигиене полости рта, а также соблюдение сбалансированной и здоровой диеты.

8.3.3. Ротовая полость

Ротовая полость представляет собой камеру, расположенную сразу же за ротовым отверстием; в ней происходит пережевывание пищи. В процессе пережевывания язык, состоящий из



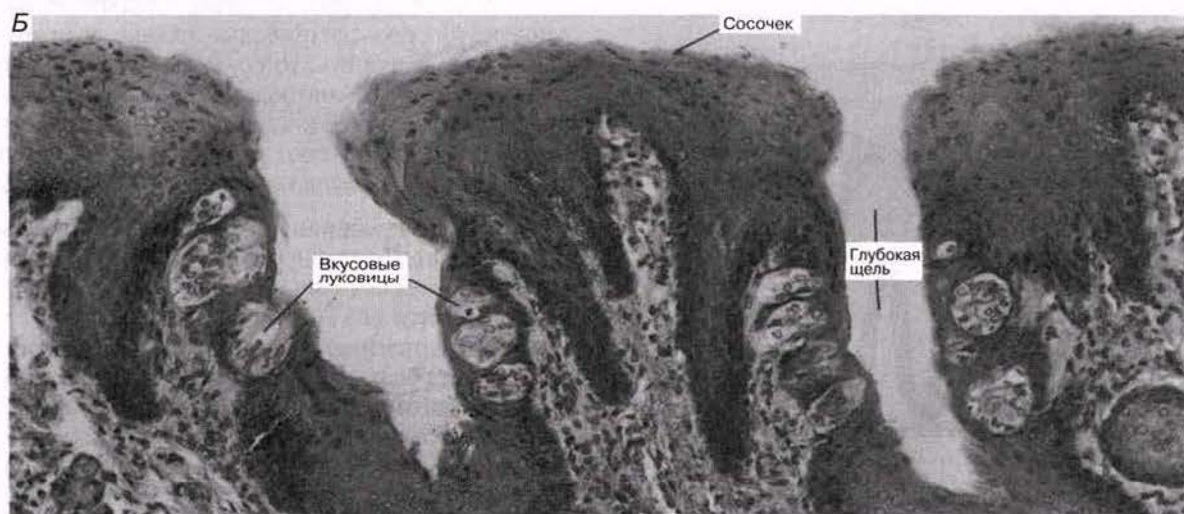


Рис. 8.16. *А. Микрофотография поверхности языка трехнедельного щенка, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Вкусовые луковицы находятся в бороздке, окружающей сосочек. Б. Вертикальный разрез языка; видны вкусовые луковицы.*

мышц, перемещает пищу по рту, перемешивая ее и смачивая слюной. На поверхности языка расположены **вкусовые луковицы** (рис. 8.16), содержащие рецепторы, распознающие сладкие, соленые, горькие и кислые вещества. Простые (врожденные) и условные (приобретенные) рефлексы стимулируют секрецию слюны **слюнными железами**. В запуске рефлексов слюноотделения важную роль играют рецепторы глаза и обонятельные рецепторы носа (разд. 8.4.1).

За день **слюнные железы** человека выделяют около 1,5 л слюны. Слюна — это водный секрет, содержащий ферменты **амилазу** и **лизоцим**, а также **слизь** и различные **минеральные соли**, в том числе хлориды, которые повышают активность ферментов. Слизь увлажняет и смазывает пищу, облегчая ее проглатывание. Амилаза слюны начинает переваривание крахмала сначала до более коротких полисахаридных цепей, а затем до дисахарида мальтозы. Лизоцим убивает болезнетворные бактерии, катализируя разрушение их клеточных стенок (разд. 5.10.6). В конце концов полутвердые, частично переваренные кусочки пищи склеиваются вместе и превращаются в **пищевой комок**, который проталкивается по направлению к глотке. Оттуда в результате рефлекторного акта он проглатывается и попадает в пищевод.

8.3.4. Пищевод

Пищевод представляет собой узкую трубку, имеющую мышечные стенки и выстланную многослойным плоским эпителием (разд. 6.3.2), в котором расположены железы, выделяющие слизь (рис. 8.17). Его длина у человека составляет около 25 см. Благодаря перистальтическим движениям пищевода пищевой комок и жидкость быстро транспортируются по нему из глотки в желудок.

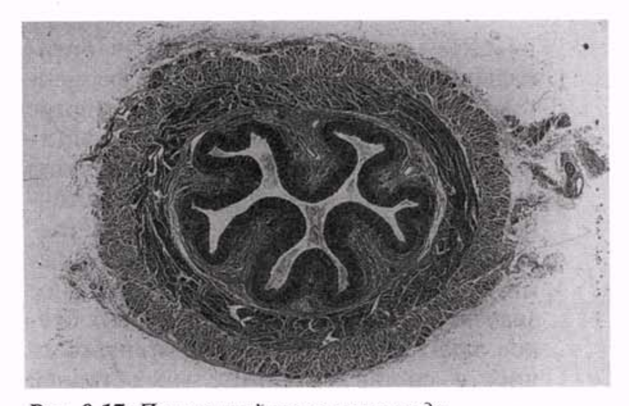


Рис. 8.17. Поперечный разрез пищевода.

8.3.5. Перистальтика

Пищевой комок проталкивается по пищеварительному тракту в результате сокращений мышц наружной мышечной оболочки стенки пищеварительного тракта. Она состоит из наружного продольного и внутреннего кольцевого слоев мышц (рис. 8.12). Позади пищевого комка сокращаются кольцевые мышцы, сжимая стенки пищеварительного тракта, а перед пищевым комком сокращаются продольные мышцы, укорачивая и расширяя таким образом отрезок пищеварительного тракта; в результате пища проталкивается вперед (рис. 8.18); это так называемая ритмическая сегментация.

В желудке и тонком кишечнике возможен другой тип движений — маятникообразные движения, когда стенки этих отделов пищеварительной трубки неожиданно и быстро укорачи-

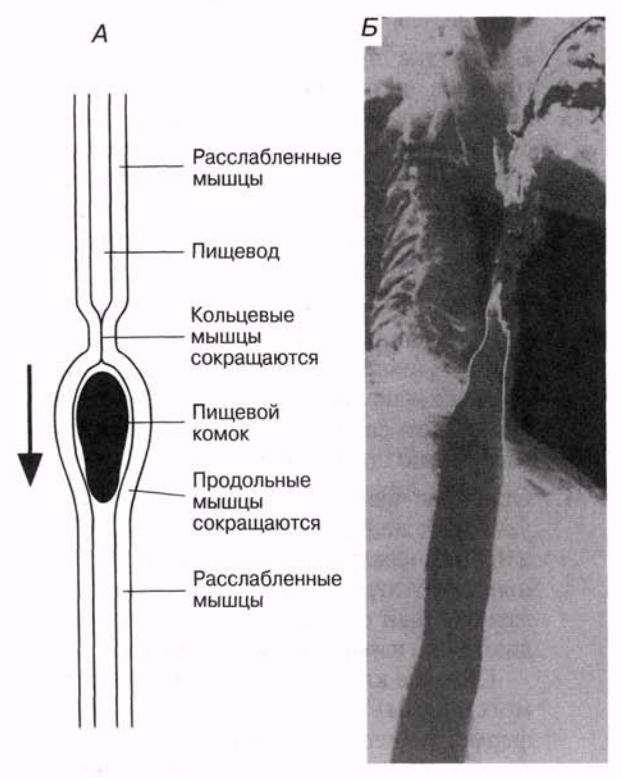


Рис. 8.18. А. Схема перистальтических движений пищевода. Б. Рентгеновский снимок пищевода человека. Пациент предварительно выпил «бариевую кашу», которая непроницаема для рентгеновского излучения. Мышцы участка пищевода, находящегося над «бариевой кашей» сокращаются и проталкивают ее по направлению к кишечнику.

ваются, бросая пищу от одной стенки к другой, таким образом тщательно ее перемешивая. Строго говоря, этот тип движений не относится к перистальтическому. Пищеварительный тракт сокращается одновременно в нескольких местах (сегментальные движения).

8.3.6. Желудок

У человека желудок расположен под диафрагмой в левой стороне брюшной полости (рис. 8.11). Он представляет собой мышечный мешок, способный растягиваться для принятия пищи. В нерастянутом состоянии стенки желудка образуют складки; в полностью растянутом состоянии желудок способен вместить около 5 л пищи. Ниже перечислены основные функции желудка.

1. После приема пищи она временно хранится в желудке, из которого медленно высвобождается, поступая в другие отделы пищеварительного тракта.
2. В желудке продолжается механический процесс переваривания пищи. Этому способствует тот факт, что в отличие от остальных отделов пищеварительного тракта, содержащих только два слоя гладких мышц, в желудке имеются три таких слоя — наружный продольный, средний кольцевой и внутренний косой.
3. Толстая слизистая оболочка содержит эпителиальные клетки, секретирующие слизь. Слизь создает барьер между слизистой желудка и желудочным соком (см. ниже), тем самым препятствуя самоперевариванию стенок желудка.
4. Основная часть желудка усеяна многочисленными желудочными ямками (рис. 8.19 и 8.20). В каждую ямку открываются длинные трубчатые железы, секретирующие желудочный сок. Клетки желез подразделяются на **париетальные** и **главные**.

   Главные клетки (называемые также зимогенными) секретируют неактивные ферменты **пепсиноген** и **проренинн**. (Неактивные формы ферментов называют зимогенами.)

   Париетальные, или обкладочные, клетки секретируют разбавленный раствор соляной кислоты, которая имеет ряд важных функций. Благодаря соляной кислоте значение pH желудочного сока составляет 1—2,5 — идеальное значение для оптимальной активности желудочных ферментов. Кроме того, кислота убивает многие бактерии, выполняя таким образом защитную роль. Под действием соляной кислоты денатурируются многие белки: их третичная структура разрушается, молекулы раскручиваются и становятся более доступными для переваривания. Особенно важное значение это имеет для волокнистых белков, таких, например, как коллаген, входящих в состав соединительных тканей животных. Помимо этого соляная кислота

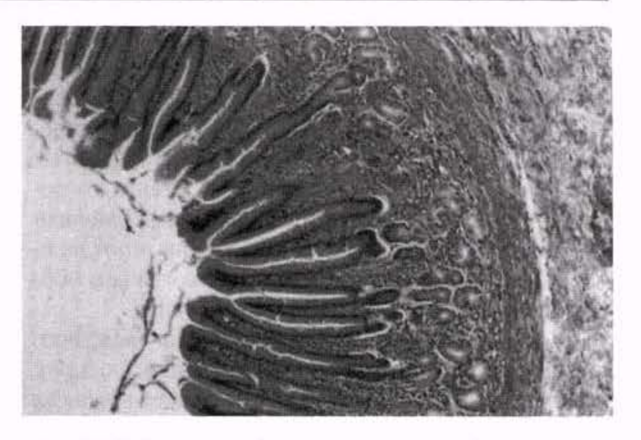


Рис. 8.19. Поперечный срез стенки желудка млекопитающего; видны желудочные ямки.

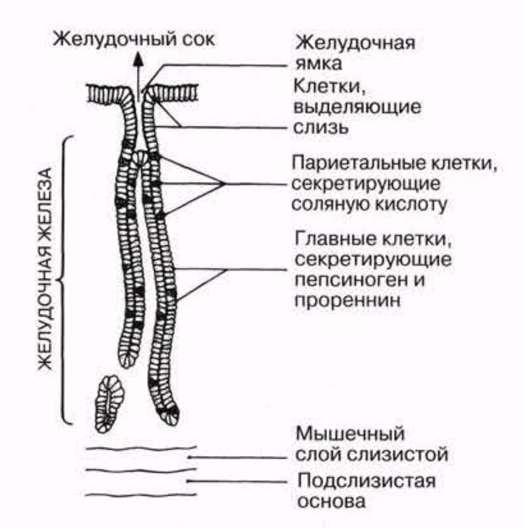


Рис. 8.20. Схема продольного среза стенки желудка в области желудочной железы. В стенке железы располагаются также клетки, секретирующие гормон гастрин.

разрыхляет волокна и клеточные компоненты тканей. Она участвует в превращении пепсиногена и проренина в свои активные формы пепсин и реннин и в гидролизе сахарозы до глюкозы и фруктозы.

5. Пепсин расщепляет белки на более короткие полипептиды. В присутствии ионов кальция под воздействием реннина происходит коагуляция казеина, растворимого белка молока, с образованием его нерастворимой кальциевой соли. В виде кальциевой соли казеин переваривается пепсином.

> ***8.3.*** *Почему необходимо, чтобы пепсин секретировался в неактивном состоянии?*

6. В желудке содержатся эндокринные клетки, секретирующие гормон гастрин. Этот вопрос обсуждается в разд. 8.4.

Кардиальный сфинктер, находящийся в месте перехода пищевода в желудок, и пилорический сфинктер, расположенный между желудком и двенадцатиперстной кишкой, предотвращают неконтролируемый выброс пищи из желудка. Оба сфинктера работают как клапаны и сохраняют пищу в желудке до четырех часов. Расслабление пилорического сфинктера через регулярные промежутки времени приводит к высвобождению небольших количеств пищи в двенадцатиперстную кишку.

Благодаря сокращениям мышц стенок желудка пища хорошо перемешивается с желудочным соком, превращаясь в полужидкую массу, называемую **химусом**. Время от времени пилорический сфинктер, имеющий форму кольца, открывается и небольшое количество химуса выталкивается из желудка в двенадцатиперстную кишку.

8.3.7. Тонкий кишечник

Первый отдел тонкого кишечника называется **двенадцатиперстной кишкой**, длина которой составляет около 25 см. В нее открываются протоки поджелудочной железы и желчного пузыря. Двенадцатиперстная кишка переходит в **подвздошную кишку**, длина которой при жизни составляет примерно 3 м (после смерти она расслабляется и ее длина увеличивается) (рис. 8.11 и 8.21). Подслизистая основа слизистой и слизистая имеют складчатую структуру (рис. 8.21, *А*). Кроме того, слизистая оболочка имеет многочисленные пальцевидные выросты, называемые **ворсинками**. Стенки ворсинок обильно снабжены кровеносными и лимфатическими капиллярами, а также содержат волокна гладких мышц (рис. 8.21, *Г*, *Д*). Ворсинки, постоянно сокращаются и расслабляются, обеспечивая таким образом тесный контакт с пищей, находящейся в тонком кишечнике. Свободные поверхности эпителиальных клеток ворсинок покрыты тончайшими микроворсинками (рис. 8.21, *Е*; 6.16 и разд. 5.10.8). Благодаря микроворсинкам площадь поверхности тонкого кишечника значительно увеличивается (табл. 8.2).

Таблица 8.2. Структурные особенности, увеличивающие площадь поверхности тонкого кишечника

Структура	*Увеличение площади поверхности по отношению к поверхности простого цилиндра*
Простой цилиндр	×1
Видимая невооруженным глазом; Складки слизистой оболочки и подслизистой основы	×3
Видимая в световой микроскоп; Ворсинки; Ворсинки	×30
Две эпителиальные клетки с микроворсинками; Одна ворсинка (высота 0,5–1 мм, 10–40 на 1 мм^2; создает впечатление бархатистой поверхности); Видимая в электронный микроскоп	×600

> ***8.4.*** *а) Опишите особенности строения тонкого кишечника, которые увеличивают площадь его поверхности.*
> *б) Каковы преимущества такого строения?*

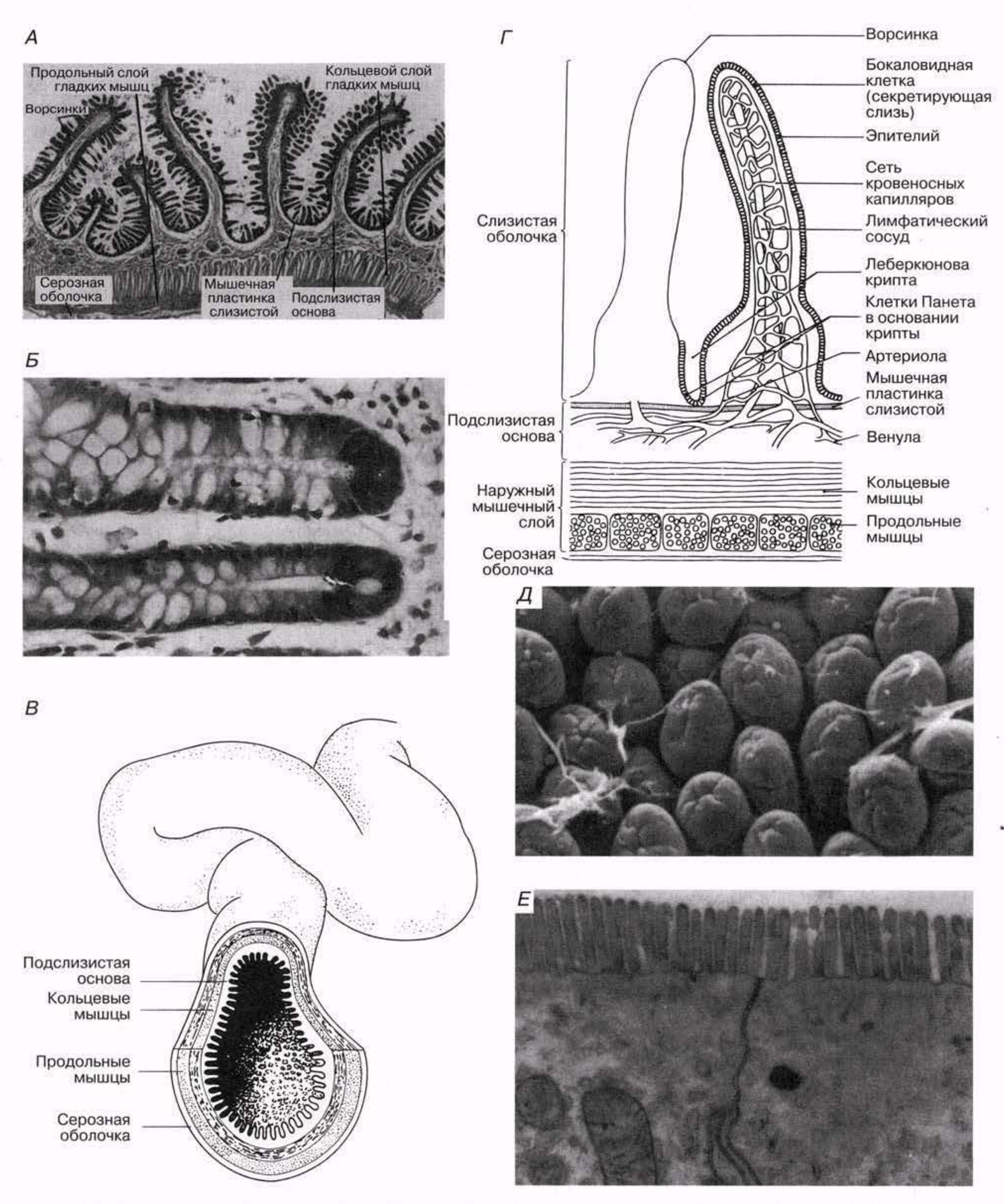


Рис. 8.21. *А. Вертикальный срез подвздошной кишки. Б. Либеркюновы крипты подвздошной кишки. В. Схематическое изображение поперечного среза тонкого кишечника. Г. Схема поперечного среза подвздошной кишки, на которой видно строение ворсинки. Д. Микрофотография ворсинок, расположенных на поверхности тонкого кишечника, полученная с помощью микроскопа (×200). Е. Электронная микрофотография эпителиальных клеток, на которых видны микроворсинки (×18 000).*

Между ворсинками имеются длинные трубчатые углубления, называемые **либеркюновыми криптами** (рис. 8.21, *Г*). Именно здесь образуются новые эпителиальные клетки, которые замещают постоянно отшелушивающиеся клетки ворсинок (средняя продолжительность жизни таких клеток около пяти дней). Помимо этого, клетки крипт секретируют **кишечный сок** — слабо щелочную жидкость, содержащую воду и слизь и способствующую увеличению объема содержимого пищеварительного тракта. **Клетки Панета**, расположенные в основании крипт, секретируют лизоцим — антибактериальный фермент, о котором уже упоминалось при рассказе о слюне.

На всем протяжении тонкого кишечника расположены особые эпителиальные клетки, называемые **бокаловидными клетками**; эти клетки секретируют слизь, функции которой уже обсуждались в разд. 8.3.1 (см. описание слизистой оболочки). Двенадцатиперстная кишка тоже секретирует щелочную жидкость, нейтрализующую кислоту желудочного сока и обеспечивающую поддержание значения pH 7—8, что оптимально для работы ферментов тонкого кишечника.

> ***8.5.*** *Что произошло бы с активностью кишечных ферментов, если бы в тонком кишечнике значение pH оставалось равным 2?*

8.3.8. Переваривание с помощью ферментов в тонком кишечнике

На рис. 8.22 представлены общие пути переваривания углеводов, белков и липидов. Все пищеварительные ферменты тонкого кишечника, кроме ферментов поджелудочной железы, связаны с плазматической мембраной микроворсинок эпителия (рис. 8.21, *Е*) или расположены внутри

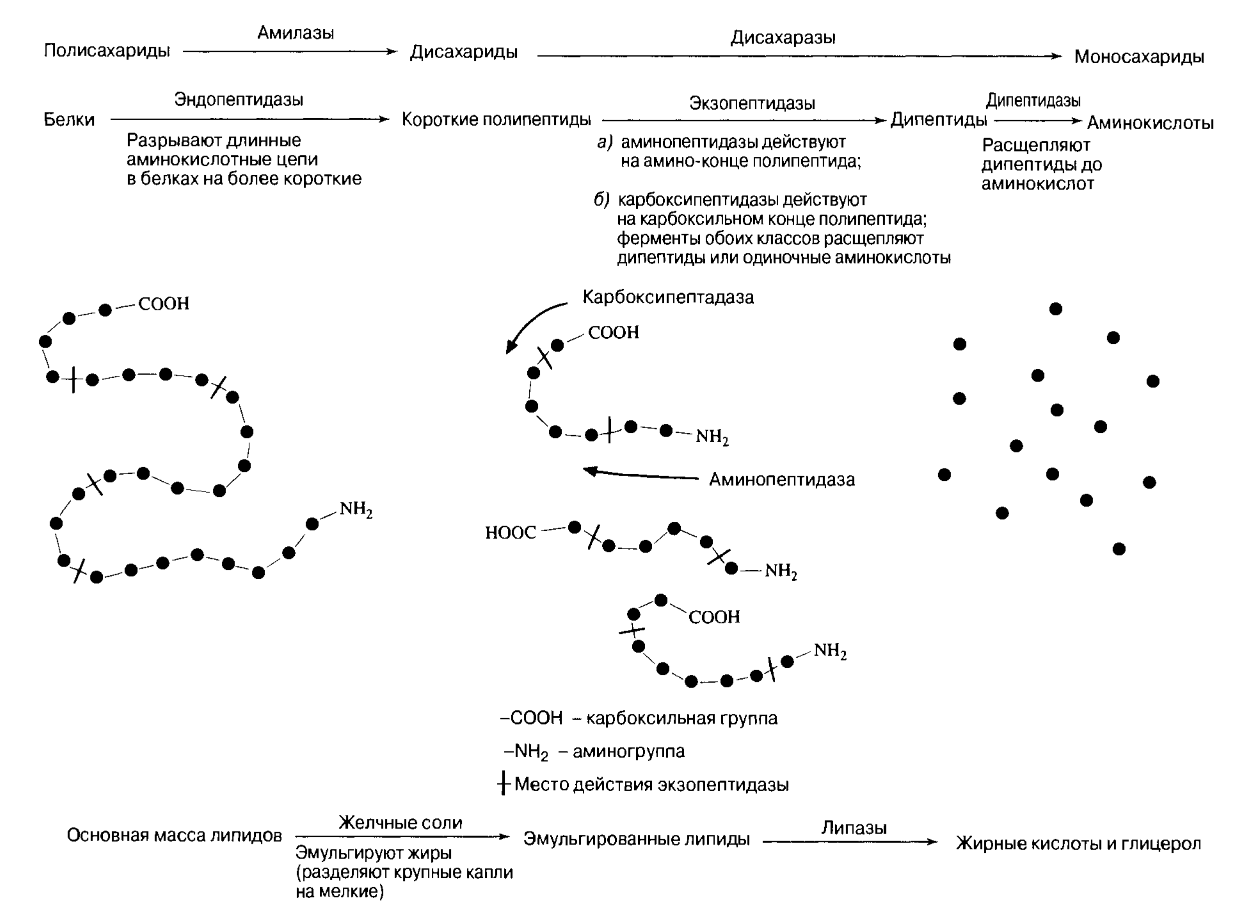


Рис. 8.22. Общие пути ферментативного переваривания в пищеварительном тракте человека.

Таблица 8.3. Пищеварительные ферменты и их действие

Секрет	*Источник*	*Фермент*	*Место действия*	*Оптимальное значение pH*	*Субстрат*	*Продукты*
Слюна	Слюнные железы	Амилаза слюны	Ротовая полость	6,5–7,5	Амилоза крахмала	Мальтоза
Желудочный сок	Слизистая желудка (желудочные железы)	Реннин** (у молодых)	Желудок	2,0	Казеин	Нерастворимые соли казеина
		Пепсин**	Желудок	2,0	Белки	Пептиды
		Соляная кислота (не является ферментом)	Желудок	—	Пепсиноген	Пепсин
					Прореннин	Реннин
Связанные с мембраной ферменты микроворсинок тонкого кишечника	Слизистая тонкого кишечника	Амилаза	Микроворсинки эпителиальных клеток тонкого кишечника	8,5	Амилоза	Мальтоза
		Мальтаза		8,5	Мальтоза	Глюкоза
		Лактаза		8,5	Лактоза	Глюкоза+Галактоза
		Сахараза		8,5	Сахароза	Глюкоза +Фруктоза
		Экзопептидазы* (аминопептидаза, дипептидаза)		8,5 8,5	Пептиды и дипептиды	Аминокислоты Аминокислоты
		Энтерокиназа	Тонкий кишечник	8,5	Трипсиноген	Трипсин
Панкреатический сок	Поджелудочная железа	Амилаза	Тонкий кишечник	7,0	Амилоза	Мальтоза
		Эндопептидазы*				
		(трипсин**	Тонкий кишечник	7,0	Белки	Пептиды
					Химотрипсиноген	Химотрипсин
		эластаза	Тонкий кишечник	7,0	Белки	Пептиды
		химотрипсин**)	Тонкий кишечник	7,0	Белки	Аминокислоты
		Экзопептидаза*				
		(карбоксипептидаза)	Тонкий кишечник	7,0	Пептиды	Аминокислоты
		Липаза	Тонкий кишечник	7,0	Липиды	Жирные кислоты + глицерол
Желчь	Печень	Желчные соли (не являются ферментами)	Тонкий кишечник	7,6—8,6	Липиды	Липидные капли

* Экзопептидазы отщепляют концевую аминокислоту от белков (полипептидов).
Эндопептидазы разрушают связи между аминокислотами в белке, что приводит к образованию более мелких пептидов,
В результате совместного действия эти ферменты расщепляют полипептиды на составляющие их аминокислоты, которые всасываются ворсинками подвздошной кишки.

** Реннин и пепсин секретируются в неактивной форме в виде проренннина и пепсиногена.
Трипсин секретируется в неактивной форме в виде трипсиногена, а химотрипсин в виде неактивного химотрипсиногена.

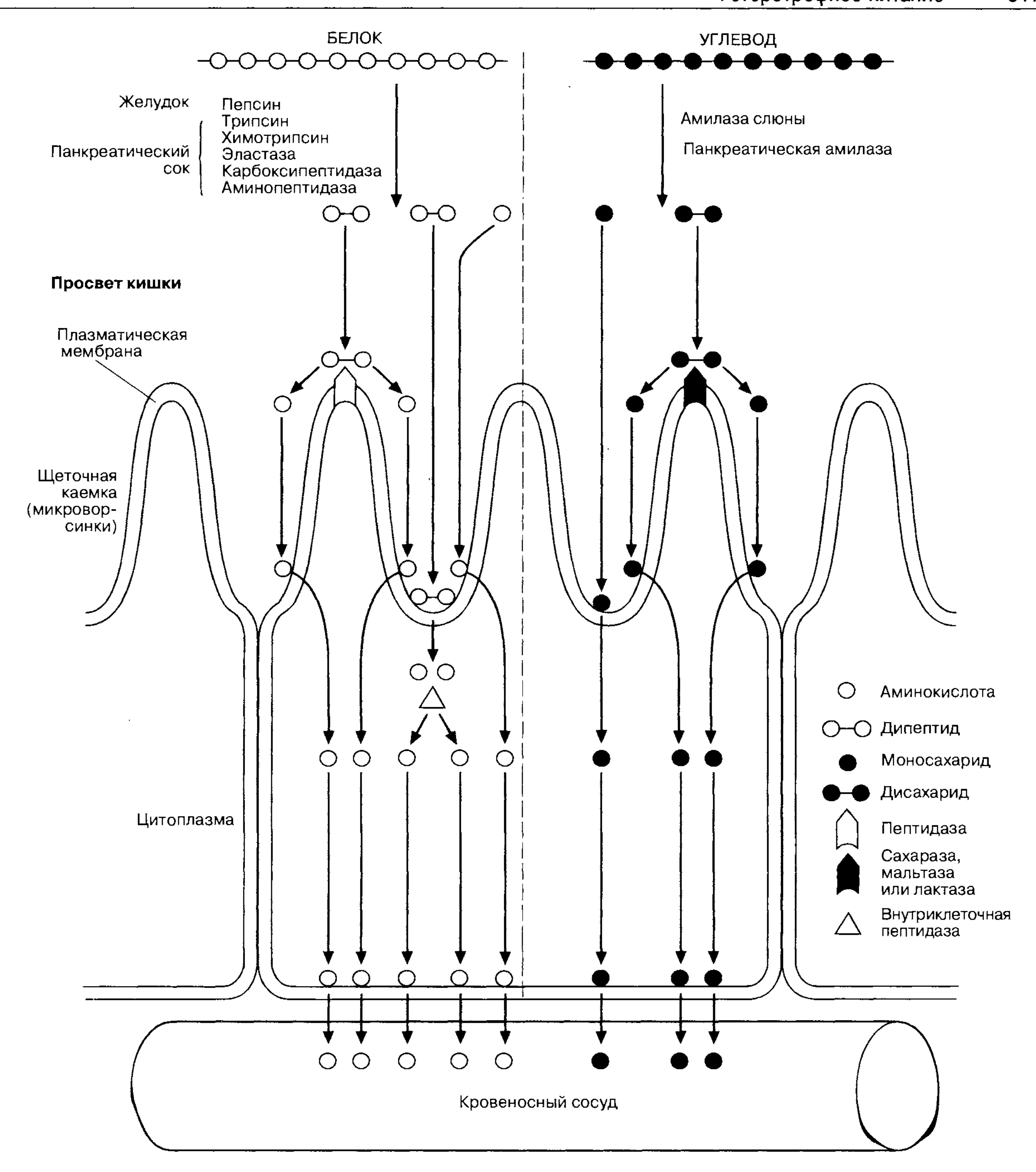


Рис. 8.23. Схематическое строение эпителиальной клетки подвздошной кишки, несущей микроворсинки. Слева показаны конечные стадии переваривания белков и последующее всасывание аминокислот. Справа — соответствующие процессы для углеводов.

самих эпителиальных клеток. Именно в этих местах протекает окончательный гидролиз дисахаридов, дипептидов и некоторых трипептидов (рис. 8.23). Конечными продуктами такого гидролиза являются соответственно моносахариды и аминокислоты. Перечень ферментов, принимающих участие в пищеварении, приведен в табл. 8.3.

Помимо собственных ферментов в тонкий кишечник поступают щелочной поджелудочный сок из поджелудочной железы и желчь из печени. **Желчь** образуется в гепатоцитах и хранится в желчном пузыре. Она содержит смесь солей (желчных солей), которые, попадая в тонкий кишечник, действуют как природные детергенты, уменьшая поверхностное натяжение жировых глобул. При этом происходит образование более мелких капель, что увеличивает общую площадь их поверхности. (Этот процесс называется **эмульгирование**.) Эти мелкие капли более эффективно подвергаются воздействию липаз (ферментов, расщепляющих липиды). Более подробная информация относительно строения и функции печени приведена в гл. 19.

Поджелудочная железа является крупной железой, расположенной за желудком (рис. 8.11). В ней находятся группы клеток, секретирующих целый ряд пищеварительных ферментов, которые попадают в двенадцатиперстную кишку через проток поджелудочной железы (рис. 5.29). К ним относятся следующие ферменты:

1) **амилаза** — превращает амилозу в мальтозу;
2) **липаза** — расщепляет липиды (жиры и масла) на жирные кислоты и глицерол;
3) **трипсиноген** — под действием **энтерокиназы** превращается в **трипсин**, который расщепляет белки на более короткие полипептиды, а также превращает избыток трипсиногена в трипсин;
4) **химотрипсиноген** — превращаясь в химотрипсин, расщепляет белки до аминокислот;
5) **карбоксипептидаза** — превращает пептиды в аминокислоты.

8.3.9. Всасывание пищи в тонком кишечнике

Всасывание конечных продуктов переваривания осуществляется ворсинками подвздошной кишки. Как было показано на рис. 8.21 *Г*, *Д*, *Е*, строение ворсинок идеально подходит для выполнения этой функции. **Моносахариды**, **дипептиды** и **аминокислоты** попадают в кровеносные капилляры либо путем диффузии, либо путем активного транспорта (рис. 8.23 и 5.22).

> ***8.6.*** *Каково преимущество активного транспорта в процессе всасывания моносахаридов, дипептидов и аминокислот?*

Кровеносные капилляры, выходящие из ворсинок, соединяясь, образуют воротную вену печени, по которой всосавшиеся продукты переваривания поступают в печень.

Жирные кислоты и глицерол попадают внутрь цилиндрических клеток ворсинок. Здесь они вновь превращаются в липиды. Присутствующие в эпителиальных клетках белки покрывают липидные молекулы тонким слоем, образуя липопротеиновые глобулы, называемые **хиломикронами**. Они покидают эпителиальные клетки путем экзоцитоза и попадают в лимфатические сосуды ворсинок (рис. 8.21, *Г*). Их присутствие делает лимфу, оттекающую от кишечника, белой, поэтому ее иногда называют хилусом (от лат. chylus — млечный сок). Хиломикроны транспортируются вместе с лимфой по лимфатическим сосудам и около сердца поступают в кровеносные сосуды, где попадают в жидкую часть крови — плазму. Здесь ферменты плазмы снова гидролизуют липиды до жирных кислот и глицерола, которые усваиваются клетками и в такой форме могут использоваться для дыхания или хранения в виде жира в печени, мышцах, брыжейке, подкожном слое.

В тонком кишечнике происходит всасывание и других важных веществ: **неорганических солей, витаминов** и **воды**.

Мышцы сфинктера, находящегося между подвздошной и слепой кишками, время от времени сокращаются и расслабляются, позволяя таким образом небольшому количеству материала попадать из тонкого кишечника в толстый.

8.3.10. Толстый кишечник

В **толстом кишечнике** переваривания пищи уже не происходит. Большая часть жидкостей (около 90%) и солей всасывается в тонком кишечнике. В ободочной кишке и слепой кишке поглощается около 90% оставшейся жидкости. Некоторые неорганические ионы, особенно кальций и железо, содержащиеся в избытке в организме, выделяются в виде солей, также как и некоторые конечные продукты обмена. Эпителиальные клетки толстого кишечника секретируют слизь, которая смазывает становящиеся все более плотными непереваренные остатки пищи, называе-

мые каловыми массами **(фекалиями)**. В толстом кишечнике присутствует множество симбиотических бактерий, синтезирующих аминокислоты и некоторые витамины, в том числе витамин K, которые всасываются в кровяное русло.

У человека червеобразный отросток представляет собой слепо заканчивающийся карман слепой кишки, предназначение которого в настоящее время неизвестно. У травоядных животных он, однако, имеет весьма важное значение (разд. 8.6.2). Каловые массы в основном состоят из мертвых бактерий, целлюлозы и других растительных волокон, отмерших эпителиальных клеток, слизи, холестерола, производных желчных пигментов и воды. Они могут оставаться в толстой кишке в течение 36 ч, прежде чем достигнут прямой кишки, в которой хранятся уже непродолжительное время, а затем эвакуируются через анальное отверстие. Вокруг анального отверстия имеются два сфинктера: внутренний, образованный гладкими мышцами и находящийся под контролем вегетативной нервной системы, и наружный, образованный поперечно-полосатой мышечной тканью и находящийся под контролем центральной нервной системы.

В таблице 8.4 суммированы структурные раз-

Таблица 8.4. Сравнение структурных различий между основными участками пищеварительного тракта человека

Слой	*Пищевод*	*Желудок*	*Тонкий кишечник*	*Толстый кишечник*
	Специализация– некоторое количество слизистых желез, расположенных в собственной пластинке и подслизистой основе	Специализация — желудочные железы, расположенные в собственной пластинке, четыре типа клеток: 1) слизистые 2) париетальные 3) главные 4) эндокринные	Специализация — 1) кишечные железы в либеркюновых криптах 2) клетки Панета 3) эндокринные клетки	Специализация — кишечные железы в собственной пластинке
Слизистая оболочка				
а) эпителий	Многослойный плоский (рис. 6.19)	Однослойный цилиндрический (рис. 6.16)	Однослойный цилиндрический, всасывающие и слизистые клетки (рис. 6.16)	Однослойный цилиндрический, всасывающие и слизистые клетки (рис. 6.16)
б) собственная пластинка	Присутствуют слизистые железы	Множество желудочных желез	Кишечные железы и хорошо заметные лимфатические сосуды для транспорта липидов	Трубчатые железы
в) мышечная пластинка слизистой	Имеется	Имеется	Имеется	Имеется
Подслизистая основа	Имеются глубокие слизистые железы	Имеется	Железы двенадцатиперстной кишки	Кишечные железы
Наружная мышечная пластинка (внутренний слой — кольцевые; наружный — продольные мышцы)	Переходят от поперечно-полосатых (произвольных) мышц в верхнем отделе к гладким (непроизвольным) мышцам нижнего отдела	Глубоко расположенный дополнительный слой косых мышц; кольцевые мышцы образуют кардиальный и пилорический сфинктеры	Имеется	Имеется
Серозная оболочка	Имеется	Имеется	Имеется	Неполная

личия между основными участками пищеварительного канала человека.

8.4. Нервная и гормональная регуляция функций пищеварительных желез

Секреция пищеварительных ферментов и других веществ, таких как соляная кислота, требует затрат энергии. Было бы большим расточительством для организма, как в отношении веществ, так и в отношении энергии, если бы секреция происходила непрерывно, тем более в отсутствие пищи. В действительности же основная масса пищеварительных соков секретируется только тогда, когда есть, что переваривать. Общая координация и регуляция пищеварительной активности осуществляется нервной системой и эндокринной системой (система желез, вырабатывающих гормоны). Ниже обсуждаются некоторые вопросы этой регуляции.

8.4.1. Слюна

Секреция слюны слюнными железами в полость рта контролируется двумя типами рефлексов: простым безусловным (врожденным) и условным.

Первый возникает, когда во рту находится пища. При контакте пищи со вкусовыми луковицами языка (рис. 8.16) стимулируются рецепторы, чувствительные к сладкому, соленому, кислому и горькому. От этих рецепторов сенсорные нейроны проводят нервные импульсы в мозг. Из мозга нервные импульсы передаются по двигательным нейронам в слюнные железы, являющиеся эффекторами, которые и начинают секретировать слюну. Рефлексы, проходящие через головой мозг, носят название краниальных (черепных). Второй рефлекс — условный —возникает при виде, запахе или мыслях о еде. Если вы расслабитесь и подумаете о лимонном соке, капающем на язык, то скорее всего у вас начнет выделяться слюна. **Условные рефлексы** преобретаются в результате опыта. Хорошо известным примером являются эксперименты, проведенные И. П. Павловым, в которых каждый раз перед кормлением собак раздавался звонок. В конце концов у собак начиналось слюноотделение даже в ответ на один звонок, не подкрепленный дачей корма. Иными словами, у собак возник так называемый **условный рефлекс**, который также является краниальным и осуществляется таким же образом как простой рефлекс, описанный выше. Важнейшими рецепторами являются рецепторы глаза, слуховые и обонятельные (обеспечивающие восприятие запаха).

8.4.2. Желудочный сок

Секреция желудочного сока протекает в три фазы. Первая из них — **нервная**. Присутствие в ротовой полости пищи и ее глотание запускает нервный импульс, который передается по блуждающему нерву через мозг в желудок. Вид, запах, вкус и даже мысль о еде может запустить аналогичный рефлекс. Все эти раздражители стимулируют желудочные железы к секреции желудочного сока, причем секреция начинается еще до того, как пища попадает в желудок, следовательно, желудок подготавливается к приему пищи. Нервная фаза длится примерно один час.

Вторая — **желудочная** — фаза происходит тогда, когда пища непосредственно или косвенно стимулирует слизистую желудка. Попадая в желудок, пища растягивает его и вызывает раздражение рецепторов стенки желудка. Эти рецепторы посылают нервные импульсы в мейснерово нервное сплетение (рис. 8.11) подслизистой основы, откуда в свою очередь нервные импульсы направляются в желудочные железы, стимулируя выделение желудочного сока. Растяжение желудка и присутствие пищи в нем также активируют специальные эндокринные клетки слизистой, в результате чего происходит выделение гормона **гастрина**. Через кровяное русло он достигает желудочных желез и стимулирует их к выработке желудочного сока, обогащенного соляной кислотой. Эта фаза продолжается около четырех часов.

Третья фаза — **кишечная** — происходит в тонком кишечнике. При попадании кислого химуса в двенадцатиперстную кишку и контакте с ее стенками запускается нервный и гормональный ответы. В присутствии пищи стимулируются рецепторы тонкого кишечника, но рефлексы, проходящие через мозг, *ингибируют* секрецию желудочного сока и замедляют высвобождение химуса из желудка. Это предотвращает слишком большой единовременный выброс пищи в тонкий кишечник. В дополнение слизистая двенадцатиперстной кишки производит два гормона — **холецистокинин (ХЦК)** и **секретин**. (ХЦК известен также как панкреозимин, однако следует пользоваться лишь одним из этих названий,

предпочтительнее — ХЦК). Эти два гормона доставляются в желудок, поджелудочную железу и печень по кровеносному руслу. В желудке секретин ингибирует секрецию желудочного сока, а ХЦК замедляет высвобождение содержимого желудка.

8.4.3. Панкреатический сок и желчь

При попадании кислого химуса из желудка в двенадцатиперстную кишку в ней начинают выделяться секретин и ХЦК (см. выше). Секретин выделяется в ответ на поступление кислоты, тогда как секреция ХЦК стимулируется поступлением частично переваренных жиров и белка. Оба гормона регулируют выработку поджелудочного сока и желчи. По своему действию секретин является противокислотным гормоном. Он стимулирует образование гидрокарбонатных ионов в поджелудочной железе и печени, повышая щелочность поджелудочного сока и желчи. Создаваемая щелочная среда нейтрализует поступающую из желудка кислоту. ХЦК стимулирует синтез пищеварительных ферментов поджелудочной железой и вызывает сокращение желчного пузыря для высвобождения желчи в двенадцатиперстную кишку (см. рис. 8.11, на котором показано положение поджелудочной железы, печени и желчного пузыря). Желчь образуется в печени, но хранится и концентрируется в желчном пузыре. Значение pH желчи составляет 7,6–8,6.

Секреция поджелудочного сока и желчи также стимулируется нервными рефлексами. На протяжении нервной и желудочной фаз желудочного пищеварения (разд. 8.4.2) блуждающий нерв вызывает секрецию желчи печенью, секрецию ферментов — поджелудочной железой.

В табл. 8.5 перечислены гормоны, секретируемые различными отделами пищеварительного тракта и те органы, на которые они воздействуют.

8.5. Судьба всосавшихся питательных веществ

Моносахариды и аминокислоты всасываются в кровеносные сосуды ворсинок и затем по печеночной воротной вере попадают в печень. В печени хранится и большая часть глюкозы, которая откладывается также в мышцах в виде гликогена или жира. Некоторое количество глюкозы покидает печень по печеночной вене и распределяется по организму, где используется для окисления во время дыхания или для других функций. Если в промежутках между приемами пищи организму требуется дополнительная энергия, то гликоген, хранящийся в печени, может вновь превра-

Таблица 8.5. Гормональный контроль выделения секретов в пищеварительном тракте и органы, на которые воздействуют эти секреты

Гормон	*Место образования*	*Главные стимулы, вызывающие секрецию*	*Орган-мишень*	*Ответ*
Гастрин	Слизистая желудка	Растяжение желудка при поступлении пищи	Желудок	Увеличение секреции HCl
Холецистокинин (ХЦК)	Слизистая двенадцатиперстной кишки	Жидкая пища и белок в двенадцатиперстной кишке	Поджелудочная железа	Увеличение секреции панкреатического сока, обогащенного ферментами
			Желчный пузырь	Сокращение желчного пузыря для высвобождения желчи
Секретин	Слизистая двенадцатиперстной кишки	Кислый химус в двенадцатиперстной кишке	Поджелудочная железа	Увеличение тока гидрокарбоната в поджелудочный сок
			Печень	Синтез желчи, обогащенной гидрокарбонатом
			Желудок	Ингибирование секреции желудочного сока

щаться в глюкозу, которая по кровяному руслу доставляется к нуждающимся в ней тканям.

Аминокислоты используются для синтеза белков. Функции белков перечислены в табл. 3.9. Особенно важную роль белки играют в процессах роста и репарации, будучи одними из основных составляющих цитоплазмы. Белками являются ферменты и некоторые гормоны. Избыток аминокислот не может храниться, поэтому в печени они дезаминируются. В процессе дезаминирования от них отщепляются аминогруппы (NH_2), которые превращаются в мочевину. Мочевина с кровью попадает в почки, откуда выводится в составе мочи. Оставшиеся части молекул аминокислот превращаются в гликоген и направляются на хранение.

Всосавшиеся жиры обходят печень, поступая в лимфатическую систему, по сосудам которой через грудной лимфатический проток попадают в вены вблизи сердца. Жиры являются основным энергетическим депо организма. В нормальных условиях организм получает достаточное количество глюкозы, и для образования энергии жиры не требуются. В этой ситуации они откладываются в подкожной жировой клетчатке, в жировой ткани, окружающей сердце и почки, и в брыжейке. Некоторые липиды (фосфолипиды) встраиваются в клеточные мембраны.

Более подробно многие из описанных здесь процессов, будут рассмотрены в других разделах книги.

8.6. Травоядные

8.6.1. Зубы

Зубной аппарат травоядных тесно связан с условиями их питания и диетой. В качестве примера рассмотрим овцу. Это животное питается травой, а ее зубная формула имеет следующий вид:

$$2\left[i\frac{0}{3}\ c\frac{0}{1}pm\frac{3}{2}\ m\frac{3}{3}\right]$$

Верхние резцы и клыки отсутствуют. На их месте располагается роговая пластинка, о которую трутся нижние долотовидные резцы и клыки, когда овца срезает траву. Между передними и боковыми зубами находится большая щель, **диастема**, позволяющая языку манипулировать таким образом, что та трава, которая пережевывается, оказывается отделенной от новой только что срезанной порции травы.

Боковые зубы имеют широкие перетирающие поверхности; площадь поверхности верхних зу-

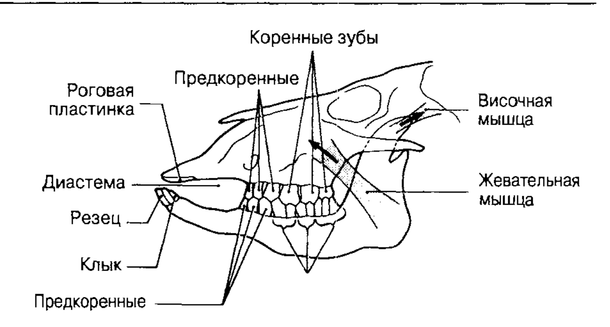


Рис. 8.24. Челюсти, зубной аппарат и связанные с ними мышцы у овцы.

бов еще больше увеличивается благодаря W-образным складкам, а площадь поверхности нижних зубов — благодаря М-образным складкам. Гребни зубов образованы твердой эмалью, а поверхность между гребнями — дентином. Челюсти сочленены очень свободно, что позволяет им совершать движения вперед, назад и в стороны. Во время пережевывания травы нижняя челюсть двигается из стороны в сторону, при этом W-образные гребни верхних коренных зубов плотно входят в желобки между М-образными гребнями нижних зубов, вследствие чего пища хорошо перетирается. Жевательные мышцы, обеспечивающие тщательное перетирание пищи, — очень мощные, а височные, использующиеся для срезания травы, — небольшие по размерам (рис. 8.24). (Прямо противоположная картина наблюдается у плотоядных животных; височные мышцы, которые используются для умерщвления добычи и разрывания ее на куски, развиты очень хорошо, а жевательные — развиты слабо.)

8.6.2. Переваривание целлюлозы у жвачных

Жвачные, к которым относятся олени, жирафы, антилопы, крупный рогатый скот, овцы и козы, имеют сложно устроенный пищеварительный тракт. Истинному желудку у них предшествует несколько отделов. Первым отделом желудка у них является **рубец** (рис. 8.25). Рубец выполняет роль ферментера, в котором пища, смешанная со слюной, подвергается ферментации под действием мутуалистических (симбиотических) микроорганизмов, таких как бактерии, простейшие, грибы. Многие из них вырабатывают фермент целлюлазу, расщепляющий целлюлозу. Присутствие симбионтов абсолютно необходимо для жвачных животных, неспособных само-

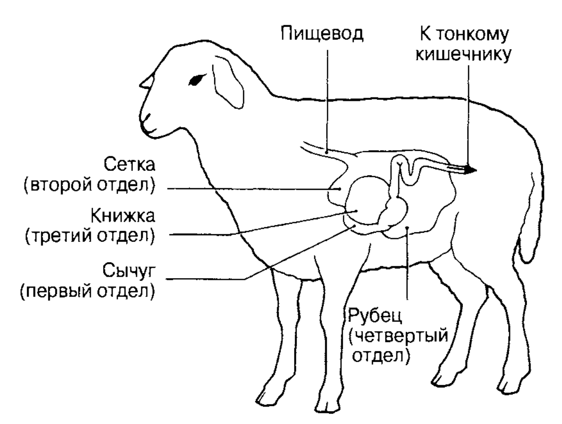


Рис. 8.25. Расположение отделов желудка, предшествующих тонкому кишечнику, у жвачных животных

стоятельно синтезировать целлюлазу. Конечными продуктами ферментации являются карбоновые кислоты (в частности, уксусная, пропионовая и масляная кислоты), диоксид углерода и метан. Кислоты всасываются в кровь хозяина и используются как основной источник энергии при дыхании. Микроорганизмы в свою очередь восполняют свои потребности в энергии за счет химических реакций ферментации, и при этом имеют оптимальную для их жизнедеятельности температуру окружающей среды.

Частично переваренная пища затем поступает в **сетку**, где формируются плотные комки, которые отрыгиваются и вновь тщательно пережевываются. Это явление носит название «жевание жвачки». Затем пища вновь проглатывается, и по узкому желобку поступает в книжку и далее в **сычуг**, который соответствует желудку у человека (рис. 8.25). Начиная с этого отдела, дальнейшее переваривание пищи происходит под действием общих для всех млекопитающих пищеварительных ферментов.

8.7. Питание человека

Нередко говорят, что хорошее питание — это ключ к здоровью. Из этого следует, что неправильное питание может вызвать то или иное заболевание. В буквальном смысле **неправильное питание** можно назвать плохим питанием. Мы склонны ассоциировать это понятие с недоеданием, однако в широком смысле слова к неправильному питанию следует относить и переедание.

Результатом недоедания может быть не только смерть непосредственно от голода, но и снижение сопротивляемости организма, что является косвенным следствием недоедания. Этот тип неправильного питания характерен для развивающихся стран. В развитых странах, напротив, переедание нередко служит причиной преждевременной смерти. Именно переедание вносит немалый вклад в развитие нарушений коронарного и мозгового кровообращения. В этом разделе мы рассмотрим как правильное, так и неправильное питание.

8.7.1. Питание, питательные вещества, пища и диета

Питание — это приобретение энергии и материалов, необходимых для поддержания жизни. Питание обеспечивает две основные потребности живых организмов — потребность в энергии и потребность в строительных материалах, которые запасаются в виде химических соединений, называемых **питательными веществами**. Они могут быть органическими, такие как углеводы, липиды, белки и витамины, и неорганическими, такие как минеральные соли. Мы потребляем **пищу**, которая главным образом и содержит эти питательные вещества. В широком смысле **диета** — это режим питания человека (количество и качество потребляемой им пищи, а также соблюдение времени приема пищи).

8.7.2. Сбалансированная диета

Сбалансированная диета — это диета, в которой соблюдены точные пропорции и количество различных питательных веществ, воды и пищевых волокон, необходимых для поддержания здоровья человека. В широком смысле углеводы и жиры нужны для получения энергии, белки — для роста и репаративных процессов, витамины и микроэлементы для «защиты» здоровья и предотвращения болезней дефицита.

Потребности в пище каждого человека варьируют в зависимости от пола, возраста, активности, размеров тела и температуры окружающей среды (в теплом климате человеку требуется меньше пищи).

8.7.3. Вода

В живых клетках вода выполняет целый ряд функций. Поэтому она не может рассматриваться просто как питательное вещество. Вода составляет 65—70% общей массы тела. Значение воды становится ясным из того факта, что лишенный воды человек способен выжить в течение не-

скольких дней, тогда как без пищи он может существовать более 60 дней.

8.7.4. Пищевые волокна

Пищевые волокна — это сложная смесь неперевариваемых соединений, получаемых главным образом из клеточных стенок растений. В основном они состоят из полисахаридов, например волокон целлюлозы. При поглощении воды объем волокон увеличивается и это стимулирует продвижение пищи по пищеварительному тракту. Существуют данные, свидетельствующие о том, что волокна способствуют снижению уровня холестерола в крови, риска развития рака кишечника и желчекаменной болезни.

8.7.5. Энергия

Около 80—85% энергетической составляющей в усредненной диете взрослого человека покрывается за счет углеводов и липидов, 15—20% — за счет белков (до 5% может обеспечиваться за счет спирта). В обычном состоянии фактически используется энергия, получаемая в результате расщепления углеводов и липидов. Энергия необходима для:

1) поддержания основного метаболизма, т. е. метаболизма в состоянии покоя. Сюда же относится энергия, затрачиваемая при необходимости на рост:
2) обеспечения физической активности (мышечных сокращений);
3) генерации тепла для поддержания температуры тела около 37 °С.

На поддержание основного метаболизма расходуется большая часть приобретенной организмом энергии.

> ***8.7.*** *Почему мышь на единицу массы расходует больше джоулей, чем человек?*
>
> ***8.8.*** *Подсчитано, что при взаимодействии 1 г глюкозы с 774 см³ кислорода, выделяется 15,8 кДж тепла, а при взаимодействии 1 г длинноцепочечной жирной кислоты с 2012 см³ кислорода, выделяется 39,4 кДж тепла.*
> *Почему 1 г жирной кислоты высвобождает в два с лишним раза больше тепла, чем 1 г глюкозы?*

Единицы энергии

Единицей измерения количества энергии является джоуль. В прошлом количество энергии измеряли в калориях.

4,18 Дж = 1 кал
1000 кал = 1 ккал (килокалория) = 1 Кал
1000 Дж = 1 кДж (килоджоуль) = 1 Дж
1000 кДж = 1 Мдж (мегаджоуль)

8.7.6. Углеводы

Углеводы — это сахара и крахмал (полисахариды) Они являются главным источником энергии, но, кроме того, сахара являются еще и строительными блоками для более сложных молекул, таких как нуклеиновые кислоты, нуклеотиды (т. е. АТФ, НАД) и гликоген.

8.7.7. Липиды (жиры и масла)

К липидам относятся жиры, твердые при комнатной температуре, и масла, жидкие при комнатной температуре. Как и углеводы, липиды представляют собой главный источник энергии. Жировые ткани формируют долгосрочный запас энергии в организме. Жиры, содержащиеся в пище, являются предшественниками жирорастворимых витаминов (A, D, E, K).

Ниже приведены основные характеристики липидов.

1. Липиды, содержащиеся в пище, представляют собой главным образом триглицериды, состоящие из глицерола и трех жирных кислот.
2. В пище содержится огромное число жирных кислот, но все они являются либо насыщенными, либо ненасыщенными.
3. **Насыщенные** жирные кислоты не имеют двойных связей (они насыщены водородом). Жиры богаты насыщенными жирными кислоты. Именно присутствие большого количества насыщенных жирных кислот связывают с риском возникновения сердечно-сосудистых заболеваний (гл. 15).
4. **Ненасыщенные** жирные кислоты имеют в своей структуре одну или несколько двойных связей. Ненасыщенными жирными кислотами богаты масла.

5. Ненасыщенные жирные кислоты могут быть **мононенасыщенными** (одна двойная связь) и **полиненасыщенными** (больше, чем одна двойная связь).
6. Ненасыщенные жирные кислоты могут превращаться в насыщенные при взаимодействии с водородом; этот процесс называется **гидрированием**. Именно таким образом растительное масло делается твердым и получается маргарин.
7. Большая часть природных жирных кислот существуют в *цис*-форме, при которой молекулы совершенно прямые. Когда ненасыщенные жирные кислоты частично гидрированы, некоторые из остающихся двойных связей переходят в *транс*-форму, при которой молекулы изогнуты. Такие молекулы в организме проявляют такие же свойства, как и насыщенные кислоты.

Сбалансированная диета должна содержать как насыщенные, так и ненасыщенные жирные кислоты. Однако поскольку была показана связь насыщенных кислот с возникновением сердечно-сосудистых заболеваний (гл. 15), большинству людей рекомендовано снизить потребление насыщенных жирных кислот.

Незаменимые жирные кислоты

Незаменимые жирные кислоты (НЖК) обязательно должны содержаться в потребляемой пище, поскольку организм не способен самостоятельно их синтезировать. Недостаток таких кислот приводит к возникновению болезней. Строго говоря, незаменимыми являются только две жирные кислоты — линолевая и α-линоленовая. Обе они являются полиненасыщенными жирными кислотами (ПНЖК) и существуют в *цис*-форме. Линолевая кислота имеет две двойных связи, а линоленовая — три. Эти кислоты имеют ряд важных функций:

1. НЖК используются для образования фосфолипидов, которые входят в состав мембран.
2. Эти кислоты участвуют в транспорте, расщеплении и выведении холестерола. Холестерол является важным компонентом мембран и необходим для синтеза стероидов, в том числе половых гормонов и витамина D. Однако избыток холестерола может быть опасным для здоровья, поскольку он способствует развитию атеросклероза (жировые отложения в артериях), который в свою очередь ведет к сердечно-сосудистым заболеваниям. Таким образом, необходима четкая регуляция метаболизма холестерола. Линолевая и некоторые другие ПНЖК снижают уровень холестерола в крови, тогда как насыщенные жирные кислоты, напротив повышают его. Наилучшая рекомендация в данном случае — по возможности меньшее потребление с пищей насыщенных жирных кислот.
3. Линоленовая кислота уменьшает свертывание крови, связанное с атеросклерозом, а также снижает риск развития повторного инфаркта миокарда.
4. НЖК необходимы для синтеза других весьма важных жирных кислот, например простагландинов, обладающих широким спектром физиологических эффектов. Например, они влияют на активность некоторых гормонов, стимулируют воспалительные ответы и регулируют приток крови к органам. Они участвуют в родовом процессе и входят в состав противозачаточных таблеток как антипрогестероновое средство, предотвращающее имплантацию оплодотворенного яйца.
5. Линоленовая кислота является одной из жирных кислот, необходимых для нормального развития и функционирования сетчатки глаза и головного мозга.

Дефицит НЖК встречается редко, поскольку в организме существует их запас в виде жира, а их ежедневное потребление в виде жиров обычно более чем достаточно.

8.7.8. Белки

Белки в основном необходимы для роста и репаративных процессов. Эти соединения несут самые разнообразные функции (разд. 3.5). Если диета содержит недостаточное количество углеводов и жиров, то белки могут служить источником энергии.

Белки состоят из аминокислот. Обычно в состав белков входят 20 различных аминокислот, причем подобно жирам, аминокислоты можно разделить на два типа — незаменимые и заменимые.

Незаменимые аминокислоты обязательно должны содержаться в пище, поскольку они либо

совсем не синтезируются организмом, либо синтезируются с такой малой скоростью, что это не отвечает потребностям организма. Недостаток этих аминокислот может служить причиной развития разных болезней. Восемь из 20 аминокислот незаменимы для взрослых и 10 — для детей. Заменимые аминокислоты могут синтезироваться в организме из незаменимых. Белки, в составе которых много незаменимых аминокислот, называются белками первого класса или высококачественными белками. К таким белкам относят широко известные животные белки, содержащиеся в молоке и молочных продуктах, мясе, рыбе и яйцах. Вегетарианцам в качестве белка первого класса можно рекомендовать белок сои. Другие белки относят ко второму классу или низкокачественным белкам.

8.7.9. Витамины

Витамины — это органические соединения, необходимые здоровому человеку в небольших количествах. Они не синтезируются в организме, поэтому обязательно должны содержаться в пище.

При недостатке того или иного витамина начинает проявляться целый ряд симптомов, известных под названием **болезней дефицита**. В табл. 8.6 перечислены некоторые источники и функции основных витаминов и болезни дефицита, вызываемые их недостатком. Витамины A, D, E и K относятся к жирорастворимым витаминам, остальные — к водорастворимым.

Витамин А (ретинол)

Правильное химическое название витамина А — **ретинол**. Он обнаружен в продуктах животного происхождения. Пигмент каротин (оранжевого цвета), присутствующий в моркови, и схожие пигменты, называемые **каротинами**, часто встречающиеся в растениях, могут преобразовываться в витамин А в процессе пищеварения. Структура каротинов и витамина А особенно хорошо адаптирована для поглощения света, как в растениях в форме каротинов, так и у животных, у которых витамин А превращается в светопоглощающую молекулу **ретиналь**. Три группы животных, у которых имеются глаза (моллюски, членистоногие и позвоночные), используют ретиналь в качестве светопоглощающей части фоторецепторных молекул. Свет вызывает довольно большие изменения в структуре ретиналя, достаточные для генерации нервного импульса.

Помимо этого витамин А играет важную роль в сохранении нормального состояния кожи и других эпителиальных (поверхностных) тканей, а маленьким детям он требуется для нормального роста.

НЕДОСТАТОЧНОСТЬ ВИТАМИНА А (ГИПОВИТАМИНОЗ А). Дефицит витамина А приводит к нарушению темновой адаптации (иными словами, нарушает работу палочек, реагирующих на интенсивность света). На первых порах возникает так называемая **«куриная слепота»**, когда человек не видит в сумерках. Это состояние развивается в условиях недостатка ретиналя в палочках. В конечном счете палочки разрушаются. Одновременно возникает сухость конъюнктивы и роговицы (**ксерофтальмия**; xerós — сухой, ophthalmós — глаз), и нарушаются их функции. На роговице появляются язвы (**кератомаляция**) и как следствие этого — **слепота**.

При дефиците витамина А у детей замедляется их рост. Продолжительный дефицит этого витамина может привести к смерти. Подобная картина все еще характерна для некоторых развивающихся стран, где из-за недостатка витамина А у детей нередко наступает слепота. Около 3 млн. детей в возрасте до 10 лет в этих странах слепы именно по этой причине. У человека витамин А хранится в печени, в которой при условии полноценной диеты существует примерно двухлетний его запас. По рекомендации британских диетологов среднесуточное потребление этого витамина должно в два раза превышать потребности организма в нем.

ГИПЕРВИТАМИНОЗ А. Известны редкие случаи отравления, явившиеся результатом приема избыточного количества витамина А. Обычно это бывает при длительном употреблении витаминных препаратов. Проявляется гипервитаминоз А в ломкости костей, выпадении волос, двоении в глазах, рвоте и других осложнениях. Прием большого количества (более 3300 мкг в день) витамина А во время беременности может привести к возникновению врожденных пороков развития у детей. В Соединенном Королевстве беременным женщинам не рекомендуют принимать витамины, содержащие витамин А, без консультации с врачом.

Суточное потребление при регулярном приеме не должно превышать 6000 мкг для подростков, 7500 мкг — для взрослых женщин и 9000 мкг для взрослых мужчин.

Таблица 8.6. Источники и функции основных витаминов, необходимых человеку, и болезни дефицита, возникающие при их недостатке

Название витамина и его обозначение	*Основные источники*	*Функция*	*Болезни дефицита и их симптомы*
Жирорастворимые витамины			
А (ретинол)	Рыбий жир, печень, молоко и молочные продукты, морковь, шпинат, кресс-салат	Обеспечивает нормальное строение эпителиальных тканей и рост. Используется для синтеза ретиналя, из которого образуется зрительный пигмент родопсин. Участвует в «ночном видении»	Кожа и роговица становятся сухими (ксерофтальмия), повреждается эпителий легких, желудочно-кишечного тракта, мочевых путей. Слабое ночное видение. Острый дефицит приводит к полной ночной слепоте. При отсутствии в диете может наступить непроходящая слепота
D (кальциферол)	Рыбий жир, яичный желток, молочные продукты, маргарин, кожа, в которой он образуется из производных холестерола под воздействием солнечного света	Регулирует всасывание и метаболизм кальция. Участвует в формировании костей и зубов. Способствует усвоению фосфора	**Рахит** — нарушение кальцификации растущих костей. Характерным признаком рахита являются кривые ноги у маленьких детей и вывернутые колени в более старшем возрасте. Деформация тазовых костей у девушек может привести к осложнениям при родах **Остеомаляция** встречается у взрослых и выражается в костных болях и спонтанных переломах
Е (токоферол)	Зародыши пшеницы, ржаная мука, печень, зеленые овощи	У крыс влияет на работу мышечной и репродуктивной систем, препятствует разрушению эритроцитов. У человека функции до конца не выяснены	У крыс может привести к стерильности, мышечной дистрофии **Анемия** — повышенное разрушение эритроцитов
К (филлохинон)	Шпинат, капуста, брюссельская капуста, синтезируется в кишечнике бактериями	Необходим на заключительных стадиях синтеза протромбина в печени. Незаменим в механизме свертывания крови	Небольшой дефицит приводит к увеличению времени свертываемости крови. При серьезной недостаточности кровь вообще перестает свертываться
Водорастворимые витамины			
B_1 (тиамин)	Зародыши пшеницы или риса, экстракт дрожжей, непросеянная мука, печень, почки, сердце	Функционирует как кофермент при декарбоксилировании в процессе дыхания, особенно в цикле Кребса	**Бери-бери** — заболевание нервной системы. Мышцы становятся слабыми и болезненными. Возможен паралич. Сердечная недостаточность. Отек (в результате нарушения проницаемости стенок капилляров и выхода жидкости в окружающие ткани). У детей замедляется рост В крови накапливаются кетокислоты (пировиноградная)

Таблица 8.6. Продолжение

Название витамина и его обозначение	*Основные источники*	*Функция*	*Болезни дефицита и их симптомы*
B_2 (рибофлавин)	Экстракт дрожжей, печень, яйца, молоко, сыр	Входит в состав простетической группы флавопротеинов, участвующих в транспорте электронов	Язвы на языке. Язвы в углах рта
B_6 (пиридоксин)	Яйца, печень, почки, мука грубого помола, овощи, рыба	Превращается в кофермент, участвующий в метаболизме аминокислот и жирных кислот	Депрессия и раздражительность. Анемия. Диарея. Дерматиты
B_5 (пантотеновая кислота)	Во многих видах пищи	Входит в состав молекулы кофермента А, который вовлечен в активацию карбоновых кислот в клеточном метаболизме	Слабая нервно-мышечная координация. Усталость. Мышечные судороги.
B_3 (никотиновая кислота (ниацин) или PP)	Мясо, хлеб грубого помола, экстракт дрожжей, печень	Существенный компонент коферментов НАД и НАДФ, являющихся акцепторами водорода для ряда дегидрогеназ. Входит также в состав кофермента А	**Пеллагра** — поражения кожи, сыпь Диарея
B_{12} (цианкобаламин)	Мясо, молоко, яйца, рыба, сыр	Синтез РНК. Предупреждает пернициозную анемию.	Пернициозная анемия.
Фолиевая кислота (М или Вс)	Печень, белая рыба, зеленые овощи	Участвует в образовании эритроцитов, синтезе нуклеопротеинов	**Анемия,** особенно проявляющаяся у женщин во время беременности
Н (биотин)	Дрожжи, печень, почки, яичный белок, синтезируется кишечными бактериями	Используется как кофермент в реакциях карбоксилирования. Вовлечен в синтез белка и трансаминирование	Дерматиты Мышечные боли
С (аскорбиновая кислота)	Цитрусовые, зеленые овощи, картофель, томаты, другие фрукты и ягоды (например, черная смородина)	Связан с метаболизмом соединительной ткани и поддержанием кожи в здоровом состоянии. Необходим для синтеза коллагеновых волокон	**Цинга** — характерна слабость и кровоточивость десен, раны плохо заживают Анемия. Сердечная недостаточность

Витамин D (кальциферол)

Для большинства людей хватает того количества витамина D, которое образуется в коже под действием солнечного света. Обнаруженные в коже молекулы, поглощающие свет, синтезируются из холестерола. Активной областью спектра, воздействующей на человека, являются ультрафиолетовые волны (УФ). В Британии, например, с конца октября до конца марта практически отсутствует УФ-радиация подходящей длины волны (280—310 нм). Однако, как правило, запаса синтезированного в летние месяцы витамина D, хранящегося в печени, хватает на весь оставшийся год.

Бóльшая часть потребляемой нами пищи содержит мало витамина D. Исключение составляют жирная рыба (скумбрия, сардины, сельдь), рыбий жир и яичный желток. В наши дни витамин D добавляется в некоторые виды пищевых продуктов, например в маргарин (в который он должен добавляться по закону) и в крупяные смеси, используемые для завтраков.

В ряде реакций витамин D превращается сначала в печени, а затем в почках (у беременных

женщин в плаценте) в активную форму, которая стимулирует всасывание кальция и фосфатов из кишечника. Синтез активной формы витамина D тесно связан с уровнем кальция в крови и резко возрастает при падении уровня кальция ниже определенной нормы. Активная форма витамина D также влияет на отложение кальция и фосфатов в костной ткани и вымывание их из костей. У взрослых людей отложение кости и ее реабсорбция в норме сбалансированы, так что костная масса остается постоянной. Непрерывно происходящая перестройка костей позволяет подгонять их прочность и форму к различным воздействиям.

Во время беременности и лактации потребность в кальции сильно возрастает, поскольку он используется для роста ребенка. Содержание витамина D в грудном молоке не очень высокое, поэтому, если интенсивность солнечного света невелика, рекомендуется дополнительно принимать солнечные ванны.

ГИПОВИТАМИНОЗ D. Дефицит витамина D крайне опасен в детстве, поскольку в это время происходит особенно активный рост скелета. По этой причине детям до 4 лет рекомендовано добавлять в пищу этот витамин. Болезнь дефицита этого витамина — **рахит** — развивается вследствие недостаточного поступления кальция и фосфатов в кости. Это делает кости чересчур слабыми и мягкими, чтобы поддерживать массу тела, в результате чего наблюдается искривление ног и позвоночника.

У взрослых дефицит витамина D приводит к развитию болезни, известной под названием остеомаляция (*osteon* — кость, *malakia* — мягкость). При этом из костей вымываются кальций и фосфаты, и они становятся менее прочными. Риск этого заболевания значительно возрастает для людей, получающих мало солнечного света. В Великобритании существуют две группы риска: пожилые люди и азиатское сообщество. Многие пожилые люди ведут малоподвижный образ жизни и поэтому много времени проводят дома. В соответствии с особенностями азиатской культуры пища этих людей содержит мало кальция и витамина D. Кроме того, кожа азиатских женщин, одетых в традиционную одежду, которая закрывает большую часть тела, получает мало солнечного света. Помимо этого, у людей с более темной кожей УФ-излучение отфильтровывается более эффективно, чем у бледнокожих людей. Особенному риску подвергаются дети азиатского населения. В Великобритании рахит чаще всего встречается среди некоторых бедных внутригородских сообществ, в особенности азиатского происхождения.

ГИПЕРВИТАМИНОЗ D. Избыток витамина D в организме приводит к увеличению захвата кальция. Если кальций не выводится из организма вместе с мочой, то он может отложиться в почках, что представляет собой большую опасность. Для детей это более опасно, чем для взрослых.

8.7.10. Минеральные вещества

Минеральные вещества имеют неорганическую природу и выполняют широкий спектр функций (табл. 8.7). Минеральные вещества подразделяются на два класса: **макроэлементы** и **микроэле-**

Таблица 8.7. Незаменимые макро- и микроэлементы, которые должны присутствовать в сбалансированной диете, и их функции

Основные макроэлементы в порядке общего содержания их в организме	*Примеры функций*
Кальций	Участвует в образовании костной ткани
Фосфор/фосфат	75% соединено с кальцием в составе костей и зубов
	Синтез нуклеиновых кислот (ДНК и РНК)
	Синтез АТФ
	Синтез фосфолипидов мембран
Сера	В основном находится в составе аминокислот цистеина и метионина
Калий	Вместе с натрием необходим для поддержания трансмембранного электрического потенциала
	Проведение нервных импульсов
Натрий	Важный компонент внеклеточной жидкости (тканевая жидкость)
	Способствует поддержанию водного баланса
	Участвует в проведении нервных импульсов
	Вместе с калием необходим для поддержания электрического потенциала вдоль клеточных мембран

Таблица 8.7. Продолжение

Основные макроэлементы в порядке общего содержания их в организме	*Примеры функций*
Хлор	Функции такие же, как у натрия, но хлор не участвует в проведении нервных импульсов Компонент соляной кислоты желудочного сока
Магний	Входит в состав костей и зубов
Железо	Входит в состав гемогруппы гемоглобина и миоглобина
Микроэлементы в порядке общего содержания их в организме	
Фтор	Повышает прочность костей и зубов, препятствуя их разрушению
Цинк	Входит в состав костей и некоторых ферментов
Медь	Входит в состав цитохромоксидазы — акцептора электронов при дыхании
Иод	Участвует в синтезе гормона тироксина
Марганец	Входит в состав некоторых ферментов, вовлеченных в процессы дыхания и развития костей
Хром	Вовлечен в процессы утилизации глюкозы
Кобальт	Входит в состав витамина B_{12}

менты. Макроэлементы необходимы человеку в сравнительно больших количествах, микроэлементы — в очень малых, или **следовых**. К последним относятся марганец, медь, цинк, иод и некоторые другие.

8.7.11. Молоко

Единственной пищей, получаемой большинством млекопитающих в первые недели жизни, является молоко. В нем содержится практически полный набор веществ, необходимых для данного периода развития — углеводы, белки, жиры, минеральные элементы (в особенности кальций, магний, фосфор и калий), а также целый ряд витаминов. Единственно, чего нет в молоке в достаточном количестве — это железа, входящего в состав гемоглобина крови. Однако эта проблема решается самим зародышем, который накапливает железо, поступающее от матери, и хранит его в своем теле до момента рождения. Этого запаса хватает ребенку до той поры, пока он не начнет питаться твердой пищей.

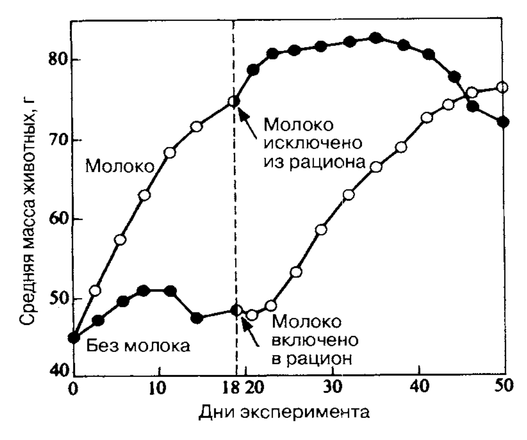


Рис. 8.26. Опыт Хопкинса по выкармливанию крысят молоком.

8.9. *В начале XX столетия Фредерик Гоуленд Хопкинс (Frederik Gowland Hopkins) из Кембриджа провел известный эксперимент, в котором две группы крысят (по 8 крысят в каждой группе) кормили пищей, составленной из чистого казеина (белок молока), крахмала, сахарозы, свиного сала, неорганических солей и воды. Одна группа крысят дополнительно получала по 3 мл молока в течение первых 18 сут. На 18-е сутки молоко было исключено из рациона первой группы, но его начали получать крысята второй группы. Результаты эксперимента приведены на рис. 8.26.*

а) Какую гипотезу вы могли бы предложить на основании представленных графиков?

б) Обоснуйте свой ответ.

в) Почему взрослые не могут питаться только молоком?

8.8. Рекомендуемые нормы потребления питательных веществ и их стандартные значения

Первые рекомендации по питанию человека были разработаны Лигой Наций в 1937 г. Во время второй мировой войны британское правительство на научной основе спланировало политику в области питания. Позднее был учрежден Комитет по медицинским аспектам политики в области питания.

В 1979 г. этот Комитет опубликовал таблицы, в которых приводились **рекомендуемые суточные нормы (РСН)** энергии и питательных веществ для определенных групп населения. В них принимались во внимание возраст, пол, уровень активности, беременность или лактация (для женщин). Для каждой группы учитывались потребности большинства людей, *включая людей с относительно высокими потребностями.*

8.8.1. Стандартные нормы питания (СНП)

В 1987 г Комитет начал пересматривать РСН и в 1991 г. опубликовал еще один доклад. К этому моменту были подробно изучены 40 питательных компонентов, вместо предыдущих 10. Кроме того, было отмечено, что термин РСН часто неверно истолковывался как рекомендуемые идеальные или минимальные нормы потребления питательных веществ для каждого человека, ведущего здоровый образ жизни.

> **8.10.** *Объясните, почему неверно истолковывать термин РСН как нормы, идеальные для каждого человека?*

В связи с этим термин «рекомендуемая суточная норма» был заменен на термин **стандартное потребление питательных веществ (СППВ)** и было введено еще два новых термина: **усредненная оценка потребления (УОП)** и **нижний стандарт потребления питательных веществ (НСППВ)**. Три этих термина используются сейчас под обобщенным названием **стандартные нормы питания (СНП)**. В табл. 8.8 и 8.9 приведены СНП в расчете на день. Смысл всех этих терминов объясняется ниже. На рис. 8.27 показаны НСППВ, УОП и СППВ для популяций в целом. Допускается, что потребности в энергии или любом конкретном питательном веществе в пределах популяции описываются нормальной кривой распределения (колоколообразная кривая, средние значения которой встречаются с максимальной частотой).

1. **Усредненная оценка потребления (УОП)**
Эта величина определяется для энергии (табл. 8.8), белка, витаминов и минеральных элементов. Она представляет собой приблизительную среднюю потребность в этих пищевых компонентах в день. Примерно для половины популяции эта величина обычно бывает больше, а для остальной половины — меньше.

2. **Стандартное потребление питательных веществ (СППВ)**
Величина определяется для белка, витаминов и минеральных веществ (табл. 8.9). Это понятие заменило устаревшее РСН; обозначает оно то количество пита-

Таблица 8.8. Усредненная оценка потребления (УОП) энергии для Соединенного Королевства (в сутки)

Возрастной диапазон	*Мужчины*		*Женщины*	
	МДж	*ккал*	*МДж*	*ккал*
0—3 мес (искусственное вскармливание)	2,28	545	2,16	515
4—6 мес	2,89	690	2,69	645
7—9 мес	3,44	825	3,20	765
10—12 мес	3,85	920	3,61	865
1—3 года	5,15	1230	4,86	1165
4—6 лет	7,16	1715	6,46	1545
7—10 лет	8,24	1970	7,28	1740
11—14 лет	9,27	2220	7,92	1845
15—18 лет	11,51	2755	8,83	2110
19—50 лет	10,60	2550	8,10	1940
51—59 лет	10,60	2550	8,00	1900
60—64 лет	9,93	2380	7,99	1900
65—74 лет	9,71	2330	7,96	1900
75+ лет	8,77	2100	7,61	1810
Беременность			+9,80*	+200*
Лактация:				
1 мес			+1,90	+450
2 мес			+2,20	+530
3 мес			+2,40	+570
4—6 мес			+2,00	+480
>6 мес			+1,00	+240

* Только последние три месяца
Из Manual of Nutrition, Reference Book 342 (HMSO) 10th ed. (1995), table 24, p. 68.

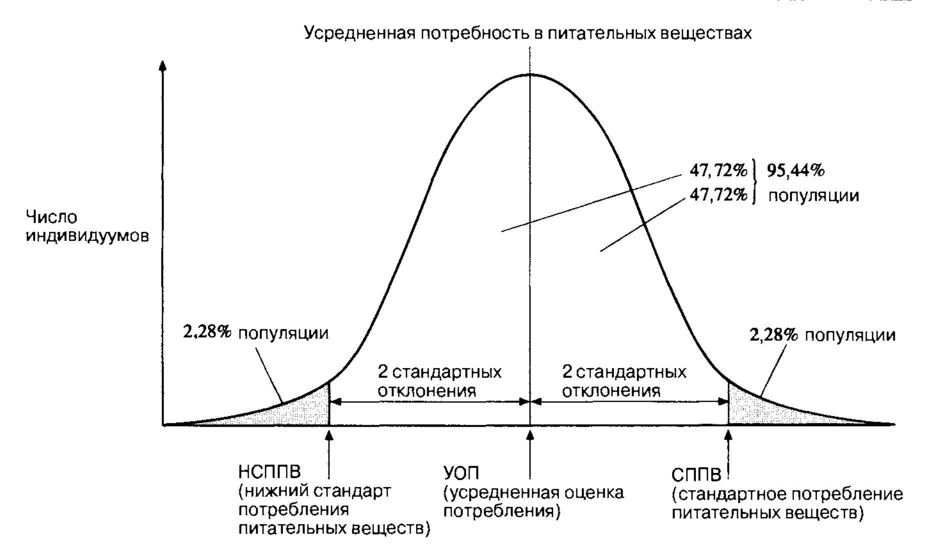


Рис. 8.27. Взаимосвязь между НСП, УОП и СППВ в популяции.

Таблица 8.9. Стандартное потребление питательных веществ (СППВ); приведены данные для выборочных компонентов питания для Соединенного Королевства (в день)

Возрастной диапазон	*Белок, г*	*Кальций, мг*	*Железо мг*	*Цинк, мг*	*Витамин А, мкг*	*Тиамин, мг*	*Витамин B_6^a, мг[a]*	*Фолиевая кислота, мкг*	*Витамин С, мг*	*Витамин D, мкг*
0—3 мес (молочная смесь)	12,5	525	1,7	4,0	350	0,2	0,2	50	25	8,5
4—6 мес	12,7	525	4,3	4,0	350	0,2	0,2	50	25,	8,5
7—9 мес	13,7	525	7,8	5,0	350	0,2	0,3	50	25	7
10—12 мес	14,9	525	7,8	5,0	350	0,3	0,4	50	25	7
1—3 года	14,5	350	6,9	5,0	400	0,5	0,7	70	30	7
4—6 лет	19,7	450	6,1	6,5	500	0,7	0,9	100	30	—
7—10 лет	28,3	550	8,7	7,0	500	0,7	1,0	150	30	—
Мужчины										
11—14 лет	42,1	1000	11,3	9,0	600	0,9	1,2	200	35	—
15—18 лет	55,2	1000	11,3	9,5	700	1,1	1,5	200	40	—
19—50 лет	55,5	700	8,7	9,5	700	1,0	1,4	200	40	—
50+ лет	53,3	700	8,7	9,5	700	0,9	1,4	200	40	*
Женщины										
11—14 лет	41,2	800	14,8[б]	9,0	600	0,7	1,0	200	35	—
15—18 лет	45,0	800	14,8[б]	7,0	600	0,8	1,2	200	40	—
19—50 лет	45,0	700	14,8[б]	7,0	600	0,8	1,2	200	40	—
50 + лет	46,5	700	8,7	7,0	600	0,8	1,2	200	40	*
Беременность	+6,0	[в]	[в]	[в]	+100	+0,1[г]	[в]	+100	+10	10
Лактация:										
0—4 мес	+11,0	+550	[в]	+6,0	+350	+0,2	[в]	+60	+30	10
4 мес	+8,0	+550	[в]	+2,5	+350	+0.2	[в]	+60	+30	10

[а] Основано на белке, запасающем 14,7% УОП для энергии.
[б] Эти значения СППВ не учитывают потребности примерно 10% женщин с высокими менструальными потерями, которым железо может требоваться дополнительно.
[в] Приращение отсутствует.
[г] Только последние три месяца.
* После 65 лет значение СППВ составляет 10 мкг/сут для мужчин и для женщин.
Из Manual of Nutrition, table 25, p. 69 (см. табл. 8.8).

тельных веществ, которого достаточно или более чем достаточно приблизительно для 97% человек в группе. Если средние значения потребления в группе находятся на уровне СППВ, то риск развития болезней дефицита в данной группе весьма низок. Другими словами, если потребление находится на данном уровне или около него, это является залогом хорошего здоровья.

3. **Нижний стандарт потребления питательных веществ (НСППВ)**

   Данная величина определяется для белков, витаминов и минеральных элементов. Она отражает то количество питательных веществ, которого достаточно для небольшого числа людей в группе, характеризующихся низкими потребностями. Другими словами, потребление ниже этой величины не отвечает требованиям организма и чревато опасными последствиями для здоровья.

Энергия исключена из СППВ и НСППВ, потому что обычно аппетит тесно связан с энергетическими потребностями, и потому что потребление большего количества энергии, чем требуется, может привести к ожирению. Значение УОП для энергии приведены в табл. 8.8.

Жиры и углеводы

Доклад Комитета по медицинским аспектам политики в области питания в 1970 г. не включал значение РСН для жиров и углеводов, поскольку вклад этих двух питательных веществ учитывался в РСН для энергии. Однако с точки зрения здоровья были рассмотрены следующие вопросы: 1) каково относительное количество жиров и углеводов в питании; 2) каковы относительные пропорции насыщенных и ненасыщенных жиров. В доклад 1991 г. были включены рекомендации, которые смогут помочь тем, кто разрабатывает диеты. В табл. 8.10 приведена потребность в энергии

Таблица 8.10. Жиры, жирные кислоты и углеводы в Британской диете для взрослых; потребление в 1990 г. и СНП

Питательное вещество	*Среднее потребление в 1990 г., г/день*	*Приблизительное ежедневное потребление энергии, %*	*СНП, рекомендуемое ежедневное потребление энергии (1991 г.), %*
Суммарные жиры (глицерол + жирные кислоты)	87,8	40	33
Жирные кислоты:			
цис-полиненасыщенные	13,3	6	6
цис-мононенасыщенные	26,7	12	12
насыщенные	36,5	16	10
транс-ненасыщенные	4,8	2	2
Суммарные жирные кислоты	81,3	36	30
Суммарные углеводы	232	40	47
Сахара (за исключением углеводов клеточных стенок и молока)	60	10	10
Крахмал (+сахара клеточной стенки и молочный сахар)	170	30	37
Пищевые волокна	11,6	11,6 г/день	18 г/день
Энергия	8,6 МДж/день (2061 ккал/день)		
Суммарная энергия (фактически средняя)			
Жиры и углеводы (за исключением пищевых волокон)		80	
Белок		15	
Алкоголь*		5	
	Итого	100	

* Алкоголь содержит энергию. Если в диете не содержится алкоголя, то все приведенные в таблице рекомендации должны быть немного выше.

Данные, выраженные в г/день, взяты из работы Gregory J., Foster, K., Tyler H., Wiseman M. The Dietary and Nutritional Survey of British Adults, HMSO (1990). Данные по сахарам и крахмалу изменены автором для удобства сравнения с СНП.

на основе усредненной британской диеты на момент написания доклада и значений СНП. СНП выражаются не как СППВ, НСППВ или УОП, потому что углеводы и жиры в отличие от незаменимых жирных кислот не относятся к крайне необходимым питательным веществам. Вместо этого использовался другой показатель, а именно **рекомендуемая норма (%) суточного потребления энергии** (средняя для популяции в целом).

> ***8.11.*** *Сравните среднее потребление в 1990 г. с СНП (табл. 8.10). Каковы основные рекомендации по изменению диеты?*
>
> ***8.12.*** *Предположите, с какими двумя трудностями можно столкнуться при аккуратном ведении записи индивидуальной диеты?*

Обратите внимание, что СНП *не являются рекомендациями по потреблению для отдельных индивидуумов или отдельных групп.* Они представляют собой стандартные значения, которые можно использовать тем или иным способом. Однако до сих пор мы не располагаем достаточным количеством данных, чтобы вычислять достоверные СНП.

8.8.2. Использование СНП

СНП используются для разных целей и могут варьировать в зависимости от условий.

1. **Планирование диет**
Когда специалисты, работающие в области здравоохранения, например диетологи, планируют диеты для групп, отдельных людей или государственных институтов, или когда правительство выпускает национальные рекомендации, то в качестве рекомендуемых значений удобно использовать СППВ.

> ***8.13.*** *Объясните причины этого.*

2. **Оценка диеты отдельных индивидуумов**
Одним из наименее удобных использований СНП является *оценка* индивидуальной диеты. Оценить диету — это значит определить, насколько данная диета подходит тому или иному человеку; однако оценка диеты отнюдь *не означает* ее планирования. СНП может использоваться только как приблизительный ориентир для составления адекватной персональной диеты.

> ***8.14.*** *Объясните, почему споры по поводу использования значений СНП длятся до сих пор.*

3. **Оценка диет определенных групп**
Чем больше группа, тем больше вероятность, что ошибки и вариации среди индивидуумов будут усреднены и поэтому мы получим более точные оценки потребления питательных веществ этой группой. Приблизительные оценки могут затем привести к возникновению риска дефицитов внутри этой группы.

4. **Этикетки на пищевых продуктах**
Значения РСН приводятся на этикетках, которыми снабжают различные пищевые продукты. Это делается для того, чтобы потребители знали, что, например, 100 г данного продукта содержит одну четверть (25%) рекомендованной ежедневной нормы белка. Для среднего потребителя такая информация более полезна, чем информация о том, что в 100 г продукта содержится 15 г белка.

> ***8.15.*** *Приведите пример неудобства помещения РСН на этикетках к пищевым продуктам.*

По мнению упомянутого ранее Комитета, система обозначений, основанная на УОП, более полезна, чем основанная на РСН. Поскольку УОП отражает среднее количество пищи, требуемой скорее для удовлетворения верхнего предела потребностей, это уменьшит попытки достигнуть несоответственно высоких потребительских уровней.

5. **Общее использование**
СНП может использоваться и в более общих целях, например в сельскохозяйственной политике, а также экономистами и социологами при решении некоторых широких общественных проблем, таких как решение проблем бедности.

8.16. *Каким образом можно использовать СНП при социологических исследованиях бедности?*

8.8.3. Влияние роста, пола и активности на СНП

Потребности в определенных питательных веществах варьируют в зависимости от возраста, пола и активности. В табл. 8.8 и 8.9 определены СНП для мужчин и женщин различных возрастных групп. Эти показатели основаны на средней массе тела для каждой группы и применимы к здоровым людям.

Энергия (табл. 8.9)

Для поддержания основного обмена, т. е. для поддержания обмена в состоянии покоя, необходима энергия. На долю основного обмена приходится большая часть потребляемой энергии, поэтому оценка этого показателя должна производиться достаточно аккуратно. Для мужчины массой 65 кг на долю основного обмена приходится 7,56 МДж/день. Для женщины массой 55 кг этот показатель равен 5,98 МДж/день.

Любое движение требует дополнительных энергетических затрат, поскольку движение сопряжено с мышечной активностью, а сокращение мышц — процесс энергозависимый. Чем более активен человек, тем выше его энергетические потребности. Удобно выражать количество энергии, необходимой для конкретного вида деятельности, как величину, кратную значению основного обмена. Эта величина называется **коэффициентом физической активности (КФА)**. Например, КФА для идущего человека равен 4; это означает, что для ходьбы требуется в 4 раза больше энергии, чем для поддержания основного обмена.

Физическая активность зависит от того, работает человек или отдыхает. Профессиональная деятельность традиционно описывается следующим образом (КФА используется среднее для всего рабочего дня):

1) сидячий неактивный образ жизни: КФА = 1,7;
2) средняя активность: КФА = 2,2 для женщин и 2,7 для мужчин.
3) высокая активность: КФА = 2,3+ для женщин и 3,0+ для мужчин.

В наши дни активность во время отдыха имеет ничуть не меньшее значение, чем в рабочее время, поэтому при определении энергетических затрат организма она должна приниматься во внимание. Полагают, что удобно использовать следующие категории: сидячий образ жизни (КФА 2), умеренно активный (КФА 3) и высокоактивный (КФА 4).

У мужчин пропорционально больше мышц и меньше жира, чем у женщин. В среднем мужчины весят больше, а на рост, поддержание и перемещение более тяжелого тела требуется больше энергии. Средние затраты энергии у мужчин в связи с этим выше (табл. 8.8). У женщин в период первых шести месяцев беременности уменьшение физической активности и интенсивности метаболизма компенсируют потребности в дополнительной энергии для роста плода и отложения жира, необходимого в период лактации, когда происходит образование молока для грудного вскармливания. Дополнительная энергия становится необходимой только в последние три месяца беременности (табл. 8.8). Эта энергия идет на рост плода и образование жирового запаса матери (около 2 кг) для лактации. Грудное вскармливание требует избытка энергии, поскольку молоко является единственным источником энергии для ребенка, который продолжает стремительно расти после рождения.

Белок

В табл. 8.9 приведены значения СППВ, при расчете которых принимались во внимание возраст и пол. По сравнению со взрослыми СППВ для подростков и детей относительно массы тела выше, так как последним белок требуется для роста и поддержания более активных жизненных процессов. У всех взрослых (старше 19 лет) показатель СППВ относительно массы тела одинаков.

На самом деле фактическое потребление белка взрослыми жителями Соединенного Королев-

ства выше значений СППВ. Мужчины потребляют в среднем 84 г белка в день, женщины — 64 г.

Более высокое среднее значение отношения мышцы/жир и более высокая средняя масса у мужчин по сравнению с женщинами означает, что мужчинам, начиная с 11 лет, требуется дополнительное количество белка (табл. 8.9).

В случае повышенной активности не обязательно потреблять больше белка, поскольку он редко используется как источник энергии. Однако, если избыточная масса тела является результатом развития мускулатуры, то соответствующее увеличение потребления белка вполне оправдано.

Во время беременности требуется повышенное количество белка (табл. 8.9), который обеспечивает рост плода и дополнительных тканей у матери, таких как матка, плацента, молочные железы и развитие кровеносной системы. Грудное молоко содержит белок, необходимый для роста ребенка, поэтому кормящей матери также требуется повышенное количество белка.

Минеральные элементы

Во время беременности и лактации особое внимание необходимо уделять диете матери, в которой должно быть достаточно железа, кальция, витаминов A, D и фолиевой кислоты (табл. 8.9), идущих на образование гемоглобина, костей, зубов и мышц. Хорошо сбалансированная диета должна полностью удовлетворять потребности в этих элементах. Беременным женщинам иногда дают дополнительное количество фолиевой кислоты, чтобы уменьшить риск развития заячьей губы у ребенка.

8.9. Неправильное питание

Неправильное питание в широком смысле слова означает плохое питание. Этим термином обозначают как недоедание, так и переедание. Ниже приводятся четыре примера неправильного питания. Два из них характерны для развитых стран — это нервная анорексия и ожирение, а два — для развивающихся стран — это общее недоедание и дефицит белка. Два примера болезней дефицита, вызываемых недостатком витаминов A и D, обсуждались ранее (см. разд. 8.7.9).

8.9.1. Нервная анорексия

Нервную анорексию иногда называют «болезнью дистрофиков». Она получила распространение в последние 30 лет и связана в основном с богатым западным обществом, возможно, потому, что в этом обществе худоба является эталоном красоты. Термин нервная анорексия буквально означает «потерю аппетита на нервной почве». Однако, строго говоря, это не совсем так, поскольку «жертвы» данной болезни обычно не теряют аппетит, но постоянный страх набрать вес пересиливает это чувство.

Анорексией страдают в основном молодые женщины (только 10% больных составляют мужчины) и начинается она в юности. Наиболее часто она является следствием соблюдения различных диет. Постепенно диета становится все более строгой, женщина ест все меньше и меньше, пока, наконец, страх поправиться не становится навязчивым. Психологически на этой стадии женщина все еще считает свой вес избыточным, хотя на самом деле у нее наблюдается недостаток массы тела и начинают проявляться признаки недоедания.

В организме происходят физические изменения, женщина как бы возвращается на уровень развития, предшествующий юношескому, например, у нее может приостановиться менструация. По краям лица и на плечах начинают расти мягкие, пушистые волосы, как при общем истощении (разд. 8.9.4). Голод может приводить к истощению, при этом проявляются различные симптомы общего истощения (маразма), масса тела становится катастрофически низкой. Организму не хватает питательных элементов, в основном углеводов и жиров, на ограничение которых в пище и направлены диеты. По этой причине организм может начать использовать белки тела в качестве источника энергии. А больше всего белков содержится в мышцах, поэтому мышцы и другие ткани начинают истощаться. К другим побочным явлениям относятся частые запоры, низкое кровяное давление, разрушение зубов (кариес) и восприимчивость к различным инфекциям. Может наблюдаться недостаточность в отношении витаминов и минеральных веществ. Некоторые случаи могут быть смертельными.

Более подробное обсуждение, касающееся психологии данного состояния и его лечения, выходит за рамки нашей книги. Однако для больных анорексией очень важно осознать, что у них есть такая проблема и что им требуется помощь. Такую помощь они могут получить в специальных группах, куда для консультаций приглашаются опытные специалисты. Существуют также добровольные организации, которые мо-

гут помочь найти правильный подход к лечению этой болезни. В некоторых случаях требуется госпитализация.

8.9.2. Ожирение

Сегодня ожирение является самым распространенным нарушением питания на территории Британии, большого числа Европейских стран и стран Северной Америки. Результаты обследования взрослого населения в Британии, проведенного в 1991 г., показали, что 13% мужчин и 15% женщин имеют избыточную массу. К категории тучных относят людей, имеющих более, чем 20%-ное превышение массы по отношению к среднему показателю в соответствии с их ростом и общим телосложением (рис. 8.28). Более точный подсчет производят путем измерения отношения массы жировых тканей к общей массе организма. У молодых мужчин жир составляет около 12% их нормальной массы тела, у молодых женщин — около 26%. Если этот показатель для мужчин превышает 20%, а для женщин 30%, то можно сделать вывод о наличии у человека ожирения.

Ожирение развивается, когда поступление энергии (с пищей) превышает ее расход. Избыточный жир, углеводы, белок или алкоголь превращаются в организме в жировые запасы. Это совсем не означает, что человек много ест. Исследования показали, что многие полные люди едят не больше людей худых. Важное значение могут иметь другие факторы, в частности недостаточная физическая активность. Существуют исключения. Один человек, весивший 365 кг, обычно съедал по 15 кур за один раз. Избыточное количество пищи, приводящее к ожирению, может быть относительно небольшим. Тем не менее регулярные небольшие превышения нормы накапливаются и приводят к ожирению. Помимо количества, качество пищи также может оказывать определенное влияние. Высокоэнергетическая пища, богатая углеводами и жирами, скорее приведет к развитию ожирения.

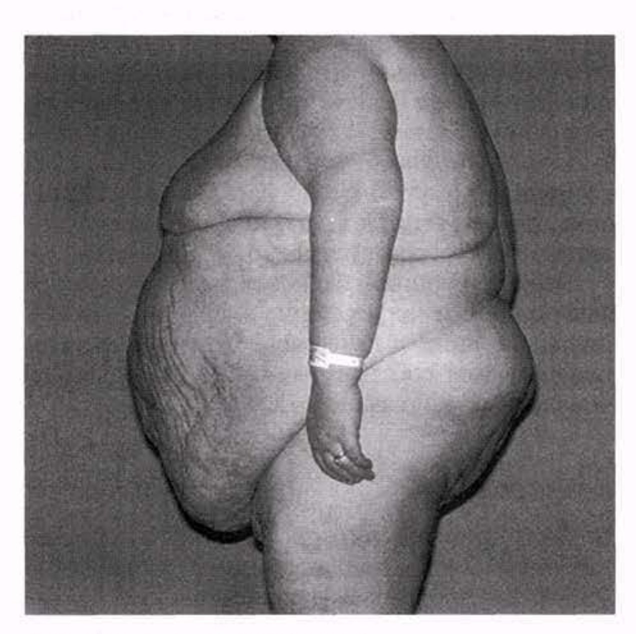


Рис. 8.28. Больная с ожирением.

Обычно ожирение — это семейная проблема, поэтому, возможно, к нему существует некая генетическая предрасположенность. Иногда к ожирению приводят физиологические нарушения, обусловленные аномальной функцией гипоталамуса или недостаточной активностью щитовидной железы.

У тучных людей чаще возникают сердечнососудистые заболевания, поскольку у них обычно выше уровень холестерола в крови и выше кровяное давление. Вследствие этого у таких людей наблюдается тенденция к развитию атеросклероза коронарных артерий с частыми сердечными приступами в среднем возрасте и варикозного расширения вен.

Дополнительная нагрузка на скелет вызывает механические осложнения. Среди них можно отметить плоскостопие, полиартрит, проблемы с позвоночником. Движения становятся ограниченными и затрудненными, часто медленными и неуклюжими. Это приводит к росту числа несчастных случаев. Тучные люди чаще страдают диабетом и некоторыми видами рака (например, раком печени).

Ожирение создает и эмоциональные проблемы. Дети могут стать объектами насмешек и хулиганских нападок. Взрослые постоянно переживают, сравнивая себя с непрерывно мелькающими в рекламе стройными телами моделей.

Неудивительно, что при наличии ожирения ожидаемая продолжительность жизни сокращается. Страховые компании подсчитали, что превышение массы тела у мужчины 45 лет на 10 кг сокращает продолжительность его жизни на 25%. У женщин этот риск несколько ниже.

Для того чтобы избежать ожирения, необходимо сократить содержание энергии в пище до такого значения, когда ее расход будет больше, чем ее поступление. Эти рекомендации остаются

в силе и после восстановления нормальной массы. Кроме того, необходимо проводить консультирование пациентов, с тем чтобы они поняли характер данной проблемы и могли начать придерживаться более низкокалорийной диеты. Следует также рекомендовать различные программы физических упражнений.

8.9.3. Голод и общее недоедание

Для того чтобы выжить, человеку необходим постоянный приток энергии. Во время голодания энергетические запасы постепенно истощаются, что может привести к смерти. В первую очередь расходуется гликоген, хранящийся в печени и мышцах. В отсутствие пищи этот источник обеспечивает организм энергией примерно полдня. Затем подключаются жировые отложения. У среднего человека жировой запас может обеспечивать организм энергией в течение 50 дней. Жир расщепляется в печени с образованием жирных кислот, которые вместо глюкозы принимают участие в клеточном дыхании. Однако из жирных кислот могут образовываться кетоны, имеющие тенденцию накапливаться в крови, вызывая состояние, называемое **кетозом** приводящее к закислению крови. Один из образующихся кетонов — это ацетон. Он синтезируется в небольших количествах, но при этом дыхание приобретает специфический запах, по которому легко можно определить состояние кетоза.

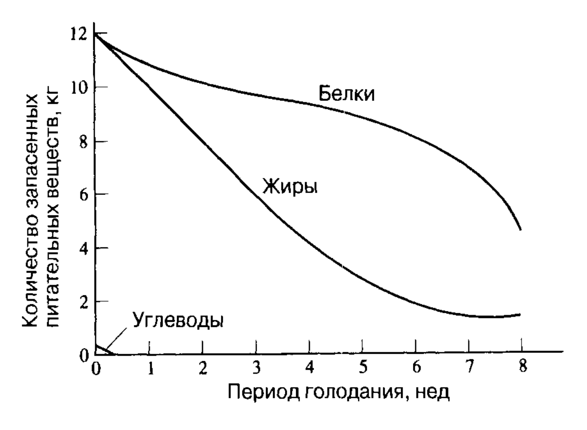


Рис. 8.29. Влияние голодания на запасы питательных веществ в организме человека. (Из Textbook of Medical Physiology, 9th ed, A. C. Guyton, J. E. Hall (1996), W. B. Saunders a. Co.)

В течение первой недели голодания белок мышц также используется в качестве источника энергии. Он превращается в глюкозу в результате процесса, называемого глюконеогенезом. Затем использование белка практически прекращается до тех пор, пока не истощатся жировые запасы. Вновь использование белка начинается на конечной стадии голодания перед смертью (рис. 8.29). Для покрытия энергетических расходов начинают утилизироваться собственные ткани, например мышцы. Смерть обычно наступает при использовании примерно половины белков организма. Полное голодание приводит к смерти через 40—60 дней.

Дети, которые долгое время не получали достаточного количества полноценной пищи, характеризуются малым ростом и недостаточной массой. У них может развиться общее истощение (маразм; разд. 8.9.4). Только относительно недавно в развитых странах удалось решить проблему недоедания, но в развивающихся странах остается еще множество проблем, связанных с нормальным обеспечением населения пищей.

8.9.4. Белковая недостаточность: квашиоркор и маразм

Белковая недостаточность может возникнуть двумя путями. Во-первых, пища может содержать достаточно энергии, но недостаточно белка. Такое часто встречается в некоторых районах Африки, где основным продуктом питания является кукуруза (маис), ямс или маниок, т. е. культуры богатые крахмалом, а значит и энергией, но обедненные белком. В кукурузной муке не хватает незаменимой аминокислоты триптофана, без которой не могут синтезироваться белки. В районах, где произрастает пшеница, белковая недостаточность встречается редко.

Второй причиной белковой недостаточности является низкое содержание энергии в пище. В такой ситуации в качестве источника энергии используются собственные белки организма, о чем было сказано выше.

Квашиоркор

В обоих случаях белковой недостаточности может развиться болезнь, называемая **квашиоркор**. Впервые эта болезнь была описана в 1935 г. в Гане; ее название происходит от слова, обозначающего «болезнь ребенка, отнятого от груди сразу

после рождения». Перевод ребенка с молочной диеты на пищу, содержащую крахмал, приводит к белковой недостаточности.

Характерный вид ребенка, страдающего квашиоркорм, представлен на рис. 8.30, *А*. Симптомы этого заболевания таковы:

1) волосы становятся тонкими, ломкими, редкими, легко выпадают и часто теряют пигментацию;
2) поражаются слюнные железы; они сильно увеличиваются, в результате чего лицо приобретает характерный «лунообразный» вид;
3) живот становится вздутым из-за скопления газов в тонком кишечнике, в котором происходит непомерный рост бактерий;
4) появляются отеки, являющиеся результатом накопления жидкости в тканях организма и особенно заметные в области ступней и нижних частей ног (позже переходят на руки). Отеки обусловлены уменьшением содержания белка в плазме. Водный потенциал крови в связи с этим увеличивается, и вода поступает из крови в тканевую жидкость, вызывая тем самым отечность;
5) дистрофия мышц, недостаточная масса тела и замедленный рост; умственное развитие также замедленное;
6) встречаются пятнистые нарушения пигментации кожи; она становится грубой; заживление ран затруднено; может возникать желтуха;
7) интерес к окружающему миру ослабевает, наблюдается раздражительная апатия;
8) ожирение печени; биохимические изменения приводят к накоплению жира в печени, что полностью нарушает ее функционирование;
9) болезни дефицита витаминов приводят к характерным для этих состояний симптомам, в особенности при недостатке витаминов A и D;
10) пониженная сопротивляемость инфекциям.

Квашиоркор часто смертелен.

А



Б

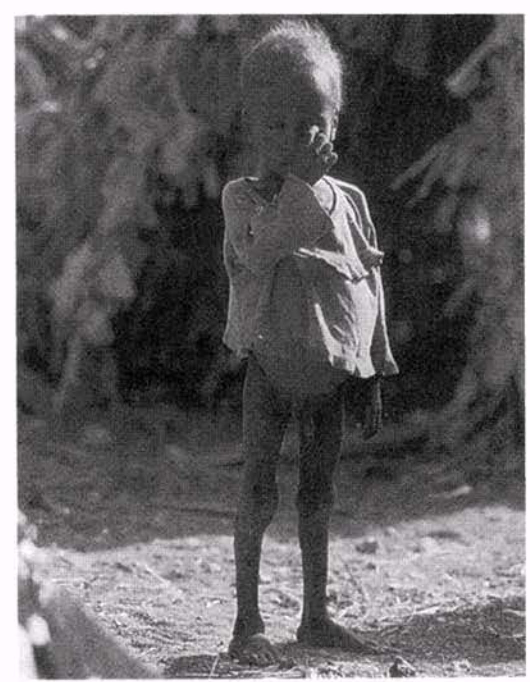


Рис. 8.30. *А. У ребенка, больного квашиоркором, наблюдаются поредение волос и характерные для этого заболевания поражения кожи. Б. У ребенка видны симптомы как маразма, так и квашиоркора.*

Маразм (общее истощение)

Еще одним известным состоянием, вызываемым недоеданием, является **маразм** (общее истощение). Первоначально полагали, что это состояние возникает при потреблении низкокалорийной пищи, но, возможно, все не так просто (см. обсуждение ниже). Ребенок, страдающий маразмом показан на рис. 8.30, *Б* и его можно сравнить с ребенком, больным квашиоркором. Признаки и симптомы маразма следующие:

1) сморщенные и высохшие черты лица, делающие его похожим на лицо старика, глаза впалые;
2) дистрофия мышц, из-за чего руки и ноги становятся тонкими; низкое содержание жира в организме.
3) волосы не поражены;
4) отеков нет;
5) очень низкий вес; по некоторым оценкам, ребенок может терять более 60% массы, характерной для его возраста;
6) пониженная сопротивляемость инфекциям;
7) болезни дефицита витаминов, как при квашиоркоре.

По мере того как наши знания о неправильном питании, вызванном недоеданием, пополняются, различия между маразмом и квашиоркором становятся все менее и менее четкими. В одной и той же семье у одних детей может развиться маразм, а у других — квашиоркор, несмотря на то, что они питаются одинаковой пищей; иногда маразм развивается у ребенка после квашиоркора. У ребенка, показанного на рис. 8.30, *Б*, можно видеть тонкие конечности, характерные для маразма, и вздутый живот, характерный для квашиоркора. В настоящее время считают, что оба состояния следует относить к последствиям неправильного питания, или **белково-энергетической недостаточности**. При этом всегда наблюдается задержка роста и пониженная сопротивляемость инфекциям.



ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ

В гл. 7 мы уже коснулись вопроса о том, что такое энергия и почему она необходима всем живым организмам. Из приведенных там примеров видно, что энергия существует в различных формах — химической, электрической, механической, световой и тепловой. Читатель должен знать, как используются эти различные формы энергии в живых организмах и приводить примеры этого (если он не в состоянии сделать это, то полезно вернуться к разд. 7.1).

Вопросы, связанные с энергией — одни из важнейших в биологии. Все живые системы — от клетки до экосистем — нуждаются в энергии для того, чтобы выполнять свою работу. Как погибнет очень быстро любая клетка, если лишить ее притока энергии (ниже мы увидим, что это легко сделать с аэробными клетками, если воздействовать на них цианидом), так погибнет и любая экосистема, если прервется непрерывно поступающий в нее поток солнечной энергии.

9.1. ***Объясните, как зависят от световой энергии животные.***

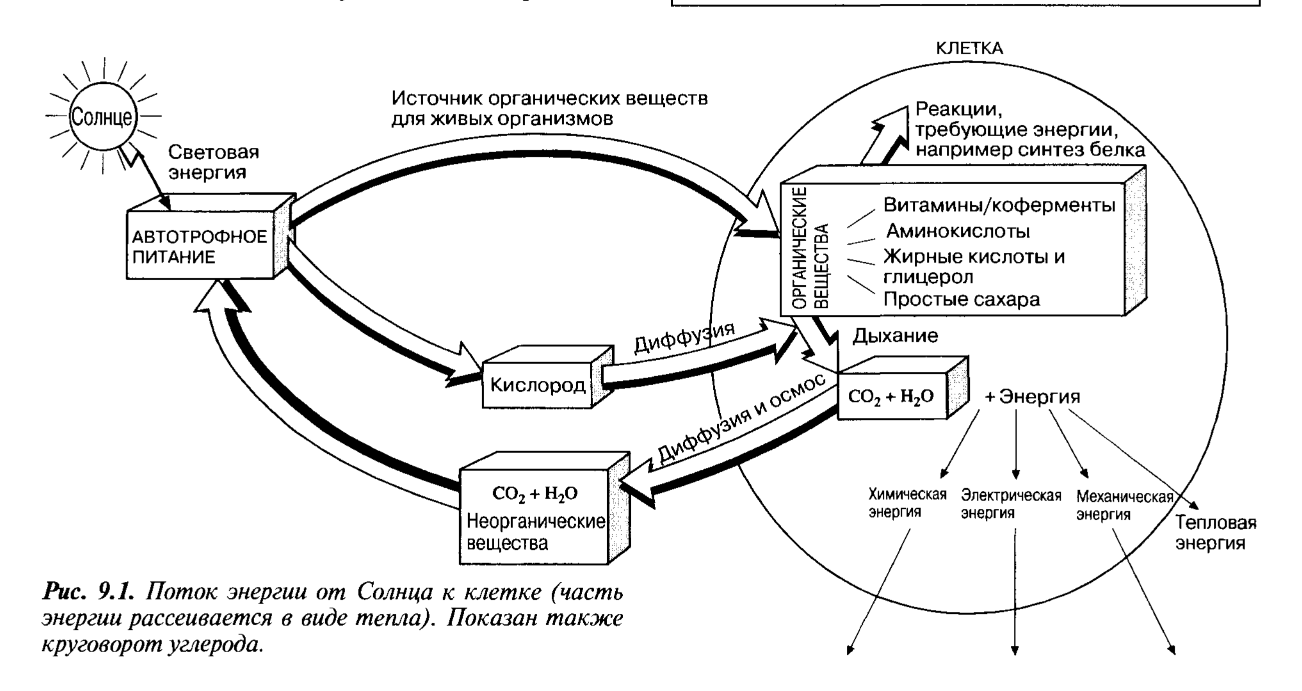


Рис. 9.1. Поток энергии от Солнца к клетке (часть энергии рассеивается в виде тепла). Показан также круговорот углерода.

Питание — это тот процесс, который поставляет живому организму необходимую ему энергию. Из пищи же организм черпает и материалы для построения и репарации клеточных структур. Однако энергия, заключенная в питательных веществах, должна быть переведена в форму, которую способны использовать клетки. Эту функцию выполняет дыхание — процесс, рассмотрению которого и посвящена данная глава. О взаимосвязи между автотрофным питанием, гетеротрофным питанием и дыханием мы говорили в гл. 7 (см. рис. 7.1). В несколько иной форме представление об обмене энергией между средой и живыми клетками дает рис. 9.1.

9.1. Что такое дыхание

Дыханием называют процесс, при котором в результате окисления органических веществ высвобождается энергия. Эта энергия становится доступной для живых клеток в форме АТФ. Когда данный биохимический процесс протекает в клетках, его называют **клеточным дыханием**. Если для него требуется кислород, то дыхание называют **аэробным**; если же реакции идут в отсутствие кислорода, то говорят об **анаэробном дыхании**.

Субстратами для клеточного дыхания служат по большей части углеводы (например, глюкоза) или жиры. Они расщепляются последовательно в ряде ферментативных реакций. В каждой такой реакции высвобождается небольшое количество энергии и часть этой энергии запасается в молекулах вещества, называемого **аденозинтрифосфатом (АТФ)**, а остальная энергия рассеивается в виде тепла. АТФ в клетках играет роль носителя энергии. Заключенная в его молекулах энергия используется в реакциях, идущих с потреблением энергии.

9.2. АТФ

9.2.1. Структура АТФ

На рис. 9.2 представлены два способа изображения структуры АТФ. Аденозинмонофосфат (АМФ), аденозиндифосфат (АДФ) и аденозинтрифосфат (АТФ) относятся к классу соединений, называемых **нуклеотидами**. Молекула нуклеотида состоит из пятиуглеродного сахара, азотистого основания и фосфорной кислоты (разд. 5.6.1). В молекуле АМФ сахар представлен рибозой, а основание — аденином. В молекуле АДФ две фосфатные группы, а в молекуле АТФ — три.

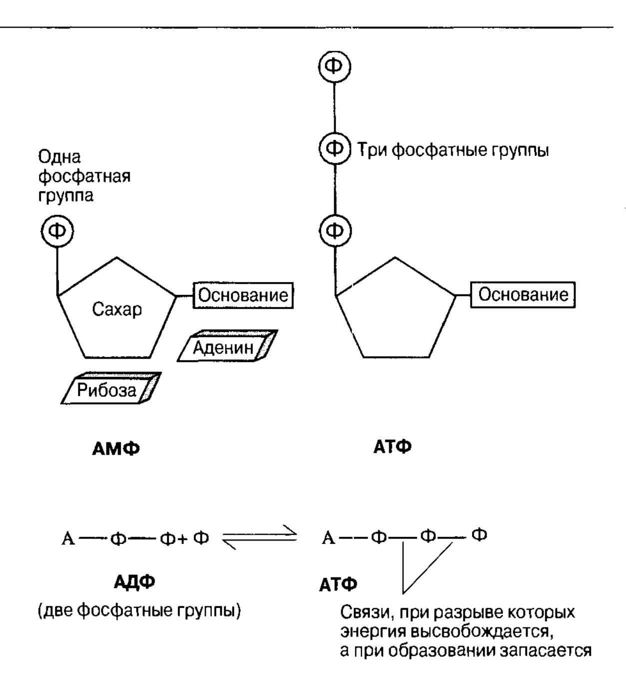


Рис. 9.2. Строение АТФ (два способа изображения).

9.2.2. Значение АТФ

При расщеплении АТФ на АДФ и неорганический фосфат ($Ф_н$) высвобождается энергия:

$$АТФ + H_2O \xrightarrow{\text{Гидролиз}} АДФ + Ф_н + \text{Энергия}$$

(30,6 кДж на 1 моль АТФ)

Реакция идет с поглощением воды, т. е. представляет собой **гидролиз** (в гл. 3 мы много раз встречались с этим весьма распространенным типом биохимических реакций). Отщепившаяся от АТФ третья фосфатная группа остается в клетке в виде неорганического фосфата ($Ф_н$). Выход свободной энергии при этой реакции составляет 30,6 кДж на 1 моль АТФ.

Из АДФ и фосфата может быть вновь синтезирован АТФ, но для этого требуется затратить 30,6 кДж энергии на 1 моль вновь образованного АТФ.

$$30{,}6\ \text{кДж} + АДФ + Ф_н \xrightarrow{\text{Конденсация}} АТФ + H_2O$$

В этой реакции, называемой **реакцией конденсации**, вода выделяется. Присоединение фосфата к АДФ называется **реакцией фосфорилирования**. Оба приведенных выше уравнения можно объединить:

$$АТФ + H_2O \underset{\text{Конденсация}}{\overset{\text{Гидролиз}}{\rightleftharpoons}} АДФ + Ф_н + 30{,}6\ \text{кДж}$$

(на 1 моль АТФ)

Катализирует данную обратимую реакцию фермент, называемый **АТФазой**.

Всем клеткам, как уже было сказано, для выполнения их работы необходима энергия и для всех клеток любого организма источником этой энергии служит АТФ. Поэтому АТФ называют **«универсальным носителем энергии»** или **«энергетической валютой»** клеток. Подходящей аналогией служат электрические батарейки. Вспомните, для чего только мы их не используем. Мы можем получать с их помощью в одном случае свет, в другом звук, иногда механическое движение, а иногда нам нужна от них собственно электрическая энергия. Удобство батареек в том, что один и тот же источник энергии — батарейку — мы можем использовать для самых разных целей в зависимости от того, куда мы ее поместим. Эту же роль играет в клетках АТФ. Он поставляет энергию для таких различных процессов, как мышечное сокращение, передача нервных импульсов, активный транспорт веществ или синтез белков, и для всех прочих видов клеточной активности. Для этого он должен быть просто «подключен» к соответствующей части аппарата клетки.

Аналогию можно продолжить. Батарейки требуется сначала изготовить, а некоторые из них (аккумуляторные) так же, как и АТФ, можно перезарядить. При изготовлении батареек на фабрике в них должно быть заложено (и тем самым израсходовано фабрикой) определенное количество энергии. Для синтеза АТФ тоже требуется энергия; источником ее служит окисление органических веществ в процессе дыхания. Поскольку для фосфорилирования АДФ энергия высвобождается в процессе окисления, такое фосфорилирование называют окислительным. При фотосинтезе АТФ образуется за счет световой энергии. Этот процесс называют фотофосфорилированием (см. разд. 7.6.2). Есть в клетке и «фабрики», производящие бóльшую часть АТФ. Это митохондрии; в них размещаются химические «сборочные линии», на которых образуется АТФ в процессе аэробного дыхания. Наконец, в клетке происходит и перезарядка разрядившихся «аккумуляторов»: после того как АТФ, высвободив заключенную в нем энергию, превратится в АДФ и $Ф_н$, он может быть вновь быстро синтезирован из АДФ и $Ф_н$ за счет энергии, полученной в процессе дыхания от окисления новой порции органических веществ.

Количество АТФ в клетке в любой данный момент очень невелико. Поэтому в АТФ следует видеть только носителя энергии, а не ее депо. Для длительного хранения энергии служат такие вещества, как жиры или гликоген. Клетки весьма чувствительны к уровню АТФ. Как только скорость его использования возрастает, одновременно возрастает и скорость процесса дыхания, поддерживающего этот уровень.

Роль АТФ в качестве связующего звена между клеточным дыханием и процессами, идущими с потреблением энергии, видна из рис. 9.3. Схема эта выглядит простой, но она иллюстрирует очень важную закономерность.

Можно, таким образом, сказать, что в целом функция дыхания заключается в том, чтобы вырабатывать АТФ.

> ***9.2.*** *Дополните схему на рис. 9.3 в левой ее части, чтобы показать, как в конечном счете в виде глюкозы запасается солнечная энергия.*

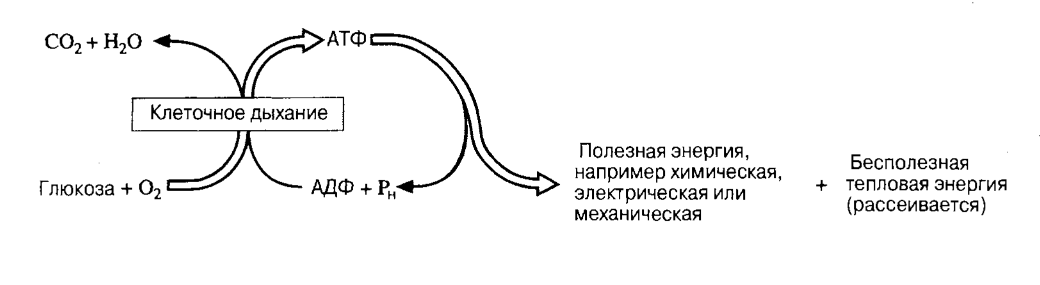


Рис. 9.3. Извлекаемая из глюкозы энергия направляется — через АТФ — на выполнение полезной работы. Прежде чем энергия, заключенная в АТФ, будет утрачена (рассеяна в виде тепла), она может использоваться в клетке для разных целей. АТФ непрерывно образуется в процессе дыхания и используется в различных реакциях, протекающих в клетке. Непрерывно идет в клетке также ресинтез АТФ.

Суммируем вкратце сказанное выше.

1. Для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата требуется 30,6 кДж энергии на 1 моль АТФ.
2. АТФ присутствует во всех живых клетках и является, следовательно, универсальным носителем энергии. Другие носители энергии не используются. Это упрощает дело — необходимый клеточный аппарат может быть более простым и работать более эффективно и экономно.
3. АТФ легко доставляет энергию в любую часть клетки к любому нуждающемуся в энергии процессу.
4. АТФ быстро высвобождает энергию. Для этого требуется всего лишь одна реакция — гидролиз.
5. Скорость воспроизводства АТФ из АДФ и неорганического фосфата (скорость процесса дыхания) легко регулируется в соответствии с потребностями.
6. АТФ синтезируется во время дыхания за счет химической энергии, высвобождаемой при окислении таких органических веществ, как глюкоза, и во время фотосинтеза — за счет солнечной энергии. Образование АТФ из АДФ и неорганического фосфата называют реакцией фосфорилирования. Если энергию для фосфорилирования поставляет окисление, то говорят об окислительном фосфорилировании (этот процесс протекает при дыхании), если же для фосфорилирования используется световая энергия, то процесс называют фотофосфорилированием (это имеет место при фотосинтезе).

9.3. Клеточное дыхание

9.3.1. Дыхательные субстраты

Дыхание — это окисление органического вещества, являющегося субстратом дыхания. Субстратами для дыхания служат углеводы, жиры и белки.

УГЛЕВОДЫ. При наличии углеводов большинство клеток использует в качестве субстратов именно их. Полисахариды (крахмал у растений и гликоген у животных и грибов) вовлекаются в процесс дыхания лишь после того, как они будут гидролизованы до моносахаридов.

ЛИПИДЫ (ЖИРЫ ИЛИ МАСЛА). Липиды составляют «главный резерв» и пускаются в дело в основном тогда, когда запас углеводов исчерпан. Предварительно они должны быть гидролизованы до глицерола и жирных кислот. Жирные кислоты богаты энергией и некоторые клетки, например мышечные, в норме получают именно от них часть необходимой им энергии.

БЕЛКИ. Поскольку белки выполняют ряд других важных функций, они используются для производства энергии лишь после того, как будут израсходованы все запасы углеводов и жиров, например при длительном голодании (разд. 8.9.3). Белки предварительно гидролизуются до аминокислот, а аминокислоты дезаминируются (лишаются своих аминогрупп). Образовавшаяся в результате дезаминирования кислота вовлекается в цикл Кребса (разд. 9.3.5) или превращается сначала в жирную кислоту, чтобы затем подвергнуться окислению (разд. 9.3.5).

9.3.2. Некоторые ключевые реакции

Главную роль в клеточном дыхании играют два типа реакций — окисление и декарбоксилирование.

Окисление

В клетке происходят окислительные реакции трех типов.

1. ОКИСЛЕНИЕ МОЛЕКУЛЯРНЫМ КИСЛОРОДОМ.

$$A + O_2 \longrightarrow AO_2$$

2. ОТЩЕПЛЕНИЕ ВОДОРОДА (ДЕГИДРИРОВАНИЕ). При аэробном дыхании окисление глюкозы происходит путем последовательных реакций **дегидрирования**. Отщепляемый при каждом дегидрировании водород используется для восстановления кофермента, называемого в этом случае переносчиком водорода:

$$AH_2 + B \xrightarrow{\text{Дегидрогеназа}} A + BH_2$$

AH_2	B	A	BH_2
Восстановленный дыхательный субстрат	Кофермент (переносчик водорода)	Окисленный дыхательный субстрат	Восстановленный кофермент

Бóльшая часть этих реакций происходит в митохондриях, где переносчиком водорода служит обычно кофермент НАД (никотинамидадениндинуклеотид):

$$\text{НАД} + 2\text{H} \longrightarrow \text{НАД}\cdot\text{H}_2$$

или, в более точной записи,

$$\text{НАД}^+ + 2\text{H} \longrightarrow \text{НАД}\cdot\text{H} + \text{H}^+$$

НАД•Н (восстановленный НАД) затем вновь подвергается окислению с высвобождением энергии (разд. 9.3.5). Ферменты, катализирующие реакции дегидрирования, называются **дегидрогеназами**. В ряде последовательных реакций дегидрирования весь отщепляемый от глюкозы водород передается переносчикам водорода. Этот водород окисляется затем кислородом до воды, а высвобождаемая при этом энергия используется для синтеза АТФ. Феномен выделения энергии при окислении (горении) водорода можно наблюдать, если поднести горящую свечку к пробирке с водородом. При этом раздастся легкий короткий хлопок, вроде миниатюрного взрыва. В клетке выделяется такое же количество энергии, но выделяется оно в ряде окислительно-восстановительных реакций при переходе водорода от одного переносчика к другому по так называемой дыхательной цепи.

3. ПЕРЕНОС ЭЛЕКТРОНОВ. Это происходит, например, при переходе одной ионной формы железа (Fe^{2+}) в другую (Fe^{3+})

$$Fe^{2+} \longrightarrow Fe^{3+} + e^-$$

Электроны могут передаваться от одного соединения к другому, как водород в реакциях описанных выше (см. п. 2). Соединения, между которыми совершается этот перенос, называются переносчиками электронов. Протекает этот процесс в митохондриях (разд. 9.3.5).

Декарбоксилирование

Декарбоксилирование — это отщепление углерода от данного соединения с образованием CO_2. В молекуле глюкозы, помимо водорода и кислорода, содержится еще шесть атомов углерода. Поскольку для описанных выше реакций нужен только водород (см. выше п. 2), углерод удаляется в реакциях декарбоксилирования. Образующийся при этом диоксид углерода представляет собой «побочный продукт» аэробного дыхания.

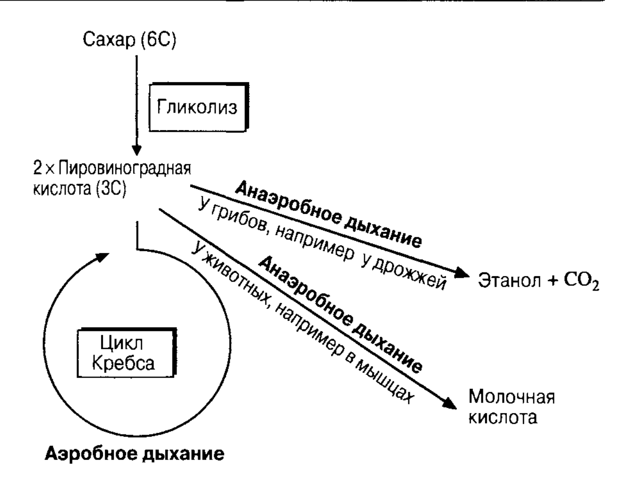


Рис. 9.4. Схема процесса дыхания.

9.3.3. Общее представление о клеточном дыхании

Прежде чем изучать клеточное дыхание подробно, полезно ознакомиться с ним в общих чертах. На рис. 9.4 указаны пути аэробного и анаэробного дыхания. Отметим, что аэробный путь только один, тогда как анаэробных два. Отметим также, что первый этап у всех этих путей общий. Этот этап — **гликолиз**.

9.3.4. Гликолиз

Гликолизом называется окисление глюкозы до пировиноградной кислоты. Как это видно из рис. 9.5, из одной молекулы глюкозы (6-угле-

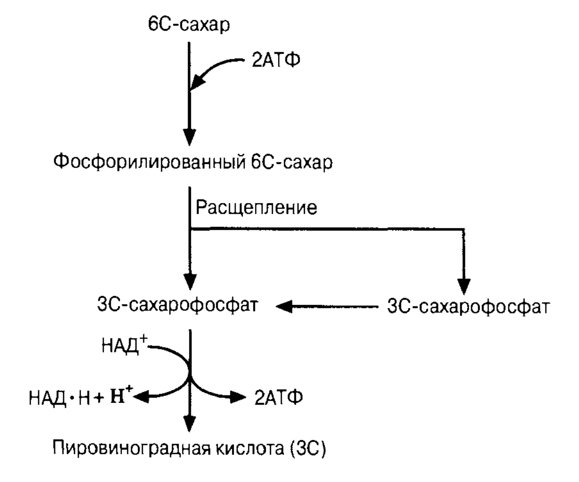


Рис. 9.5. Схема гликолиза. Показано только три этапа — именно они играют ключевую роль.

родного соединения, 6С) образуются две молекулы пировиноградной кислоты (3-углеродного соединения, 3С). Процесс протекает не в митохондриях, а в цитоплазме клетки, и кислород для него не требуется. Процесс может быть подразделен на три этапа:

1. **Фосфорилирование сахара.** В результате этой реакции сахар «активируется», т. е. его реакционная способность возрастает. При активации *потребляется* некоторое количество АТФ и, поскольку весь смысл дыхания состоит в том, чтобы *поставлять* АТФ, его расходование может показаться нецелесообразным. Это следует, однако, рассматривать как своего рода «инвестиции», благодаря которым позже смогут произойти реакции, приводящие к образованию АТФ.
2. **Расщепление** фосфорилированного 6С-сахара на два 3С-сахарофосфата. С этим связано и происхождение названия «гликолиз» (от греч. lýsis — разложение, распад), Два образующихся сахарофосфата — изомеры. Прежде чем подвергнуться дальнейшему превращению, один из них переходит в другой, так что получается два идентичных 3С-сахарофосфата.
3. **Окисление путем отщепления водорода.** Каждый 3С-сахарофосфат превращается в пировиноградную кислоту. При этом происходит дегидрирование с образованием одной молекулы восстановленного НАД и двух молекул АТФ. Общий выход (от двух молекул 3С-сахарофосфата) составляет: две молекулы восстановленного НАД и четыре молекулы АТФ (рис. 9.5).

Итак, на первом этапе гликолиза в реакциях фосфорилирования потребляются, две молекулы АТФ, а на третьем — образуются четыре молекулы. Таким образом, чистый выход АТФ при гликолизе равен двум молекулам. Кроме того, при гликолизе отщепляются и передаются НАД четыре атома водорода. Их судьбу мы рассмотрим позднее. Суммарную реакцию гликолиза можно записать так:

$$\underset{\text{Глюкоза}}{C_6H_{12}O_6} + 2НАД^+ \longrightarrow \underset{\text{Пировиноградная кислота}}{2C_3H_4O_3} + 2АТФ + 2НАД \cdot H + 2H^+$$

Потребление и выход различных веществ в процессе гликолиза указаны в табл. 9.1.

Таблица 9.1. Баланс гликолиза (АДФ, $Ф_н$ и H_2O не учтены)

Общее потребление	*Общий выход*
1 молекула глюкозы (6С)	2 молекулы пировиноградной кислоты (2 ×3С)
2 АТФ	4АТФ
2 ×НАД$^+$	2×(НАД·Н + Н$^+$)
Итого: 2АТФ + 2(НАД • Н + Н$^+$)	

При использовании в процессе дыхания липидов глицерол легко превращается в 3С-сахарофосфат, который и вступает на путь гликолиза. При этом расходуется одна молекула АТФ и три молекулы образуются.

Конечная судьба пировиноградной кислоты зависит от присутствия кислорода в клетке. Если кислород имеется, то пировиноградная кислота переходит в митохондрии для полного окисления до CO_2 и воды **(аэробное дыхание)**. Если же кислорода нет, то она превращается либо в этанол, либо в молочную кислоту **(анаэробное дыхание)** (рис. 9.4).

9.3.5. Аэробное дыхание

При аэробном дыхании образующаяся в процессе гликолиза пировиноградная кислота в конечном итоге полностью окисляется кислородом до CO_2 и воды. В первой фазе пировиноградная кислота расщепляется с образованием CO_2 и водорода. Этот процесс протекает в матриксе митохондрий и включает в себя последовательность реакций, называемую циклом Кребса. Во второй фазе отщепившийся водород через ряд окислительно-восстановительных реакций — в так называемой дыхательной цепи — окисляется в конечном счете молекулярным кислородом до воды. Это происходит на так называемых кристах (гребневидных складках внутренней мембраны митохондрий).

Начальные этапы аэробного дыхания представлены на рис. 9.6.

Переходный этап между гликолизом и циклом Кребса

Каждая молекула пировиноградной кислоты поступает в матрикс митохондрий и здесь — в виде ацетильной группы (CH_3COO-) — соединяется

с веществом, которое называется коферментом А (или сокращенно КоА), в результате чего образуется ацетилкофермент А (ацетил-КоА). Ацетильная группа содержит два атома углерода (2С), поэтому для того чтобы она могла образоваться, пировиноградная кислота (3С) должна утратить атом углерода.

Отщепление атома углерода в виде CO_2 называется реакцией декарбоксилирования. Это — окислительное декарбоксилирование, поскольку оно сопровождается окислением путем дегидрирования, в результате чего образуется восстановленный НАД.

Цикл Кребса

Этот цикл назван так в честь открывшего его в 1930-х годах исследователя — сэра Ганса Кребса. Его называют также «циклом трикарбоновых кислот» и «циклом лимонной кислоты», поскольку именно эти кислоты в нем участвуют.

Цикл Кребса (рис. 9.6) протекает в матриксе митохондрий. Ацетильные группы (2С) вовлекаются в цикл, присоединяясь к 4С-соединению — щавелевоуксусной кислоте, в результате чего образуется лимонная кислота (6С). Далее следует цикл реакций, в которых поступившие в цикл ацетильные группы декарбоксилируются с образованием двух молекул CO_2 и дегидрируются с высвобождением четырех пар атомов водорода, присоединяющихся к переносчикам, в результате чего образуются три молекулы восстановленного НАД и одна молекула восстановленного ФАД. Каждый оборот цикла дает также одну молекулу АТФ. (Напомним, что из одной молекулы глюкозы образуются две ацетильные группы, и значит, для окисления каждой молекулы глюкозы требуются два оборота цикла.) В конце цикла щавелевоуксусная кислота регенерирует и может теперь присоединить к себе новую ацетильную группу.

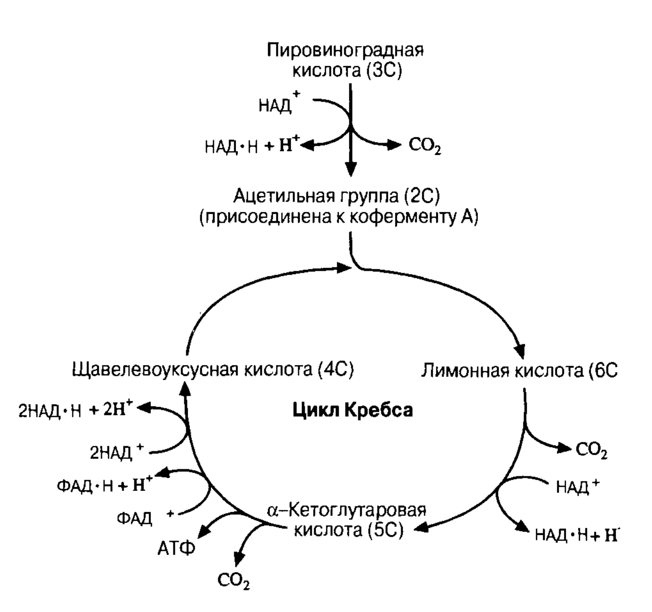


Рис. 9.6. Упрощенная схема цикла Кребса. Представлена также реакция, связывающая гликолиз с циклом Кребса (реакция между пировиноградной кислотой и коферментом А, в результате которой образуется ацетилкофермент А). Данная схема служит продолжением схемы рис. 9.5.

Общий баланс аэробного дыхания на этом этапе приведен в табл. 9.2.

Таблица 9.2. Общий баланс окисления одной молекулы глюкозы при аэробном дыхании. Напоминаем, что для окисления одной молекулы глюкозы требуются два оборота цикла Кребса

	CO_2	АТФ	НАД · Н + H^+	ФАД · Н + H^+
Гликолиз	—	2	2	—
Пировиноградная кислота →				
→ Ацетил-КоА	2	—	2	—
Цикл Кребса	4	2	6	2
Итого:	$6CO_2$	4АТФ	10(НАД · Н + H^+)*	2(ФАД · Н + H^+)*

* Поступает в дыхательную цепь на кристах митохондрий.

Суммарное уравнение может быть записано в следующем виде:

$$C_6H_{12}O_6 + 6H_2O \longrightarrow 6CO_2 + 4АТФ + 12H_2$$

Весь водород из молекулы глюкозы оказывается в конечном счете у переносчиков (НАД и ФАД). Весь углерод теряется в виде CO_2. (Может вызвать удивление присутствие в этом уравнении шести молекул воды. Вода нужна в качестве источника кислорода в реакциях декарбоксилирования — именно такое происхождение имеет часть кислорода в CO_2. Это, впрочем, деталь, которую можно и не учитывать.)

Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование

Водород на двух переносчиках (10 молекулах восстановленного НАД и двух молекулах восстановленного ФАД) направляется теперь к внут-

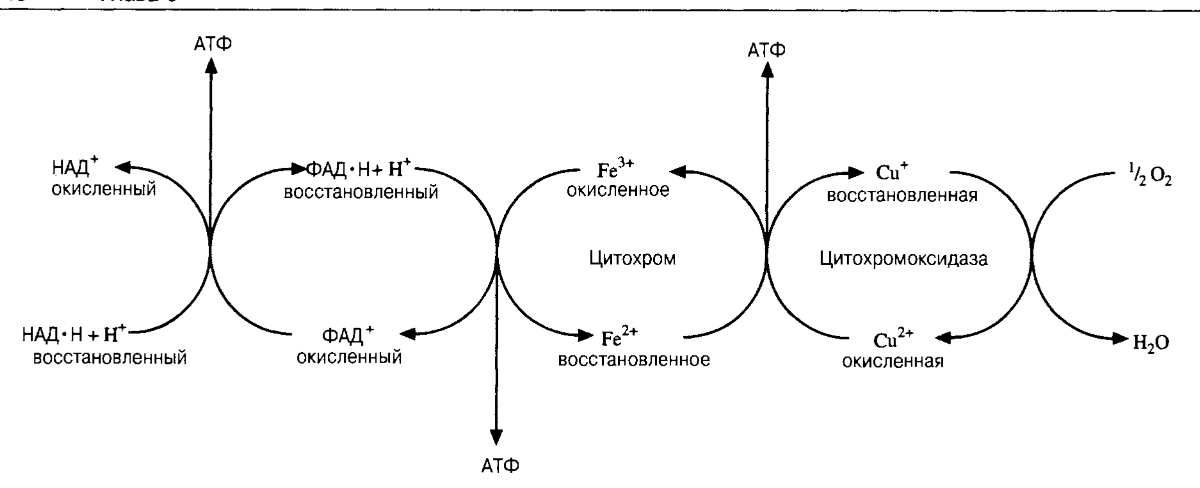


Рис. 9.7. Упрощенная схема дыхательной цепи. Водород переходит от восстановленного НАД к ФАД. Далее атомы водорода расщепляются на ионы водорода (H^+) и электроны. Электроны передаются от восстановленного ФАД железу (Fe), меди (Cu) и, наконец, кислороду, где они соединяются с ионами водорода, образуя воду. (Присоединение электрона есть восстановление, а его утрата — окисление; разд. 9.3.2.) Железо входит в состав гемогруппы белка, называемого цитохромом. Подобно гемоглобину, другому железосодержащему белку, цитохром окрашен (в розовый цвет). Медь входит в состав группы белков, носящих собирательное название цитохромоксидазы. Цитохромы переносят не водород, а электроны.

ренней мембране митохондрий. Эта мембрана образует складки, так называемые **кристы**, увеличивающие площадь ее поверхности (рис. 9.12). Водород — это топливо. Мы уже отмечали, что при его окислении молекулярным кислородом образуется вода и выделяется энергия:

$$2H_2 + O_2 \longrightarrow 2H_2O + \text{Энергия}$$

Часть этой энергии используется для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата при окислительном фосфорилировании (разд. 9.2.2.). Энергия не выделяется вся сразу в одной какой-нибудь реакции. Процесс разбит на ряд небольших этапов и среди них есть такие, на которых выделяется достаточно энергии для синтеза АТФ. Данная последовательность реакций известна как **дыхательная цепь**. В дыхательной цепи участвует ряд переносчиков водорода и электронов, заканчивается же она кислородом. Водород или электроны переходят от одного переносчика к другому, двигаясь в энергетическом смысле «вниз» до тех пор, пока на конечном этапе они не восстановят молекулярный кислород до воды. На каждом этапе выделяется некоторое количество энергии, причем в нескольких пунктах этот переход сопряжен с синтезом АТФ (эти пункты отмечены стрелками на рис. 9.7). В подписи к рис. 9.7 сказано о дыхательной цепи несколько более подробно. На конечном этапе действует медьсодержащий переносчик, называемый цитохромоксидазой. Цианид (или моноксид углерода) блокирует клеточное дыхание на этом этапе. Цианид связывается с медью, после чего кислород уже не может с ней соединиться.

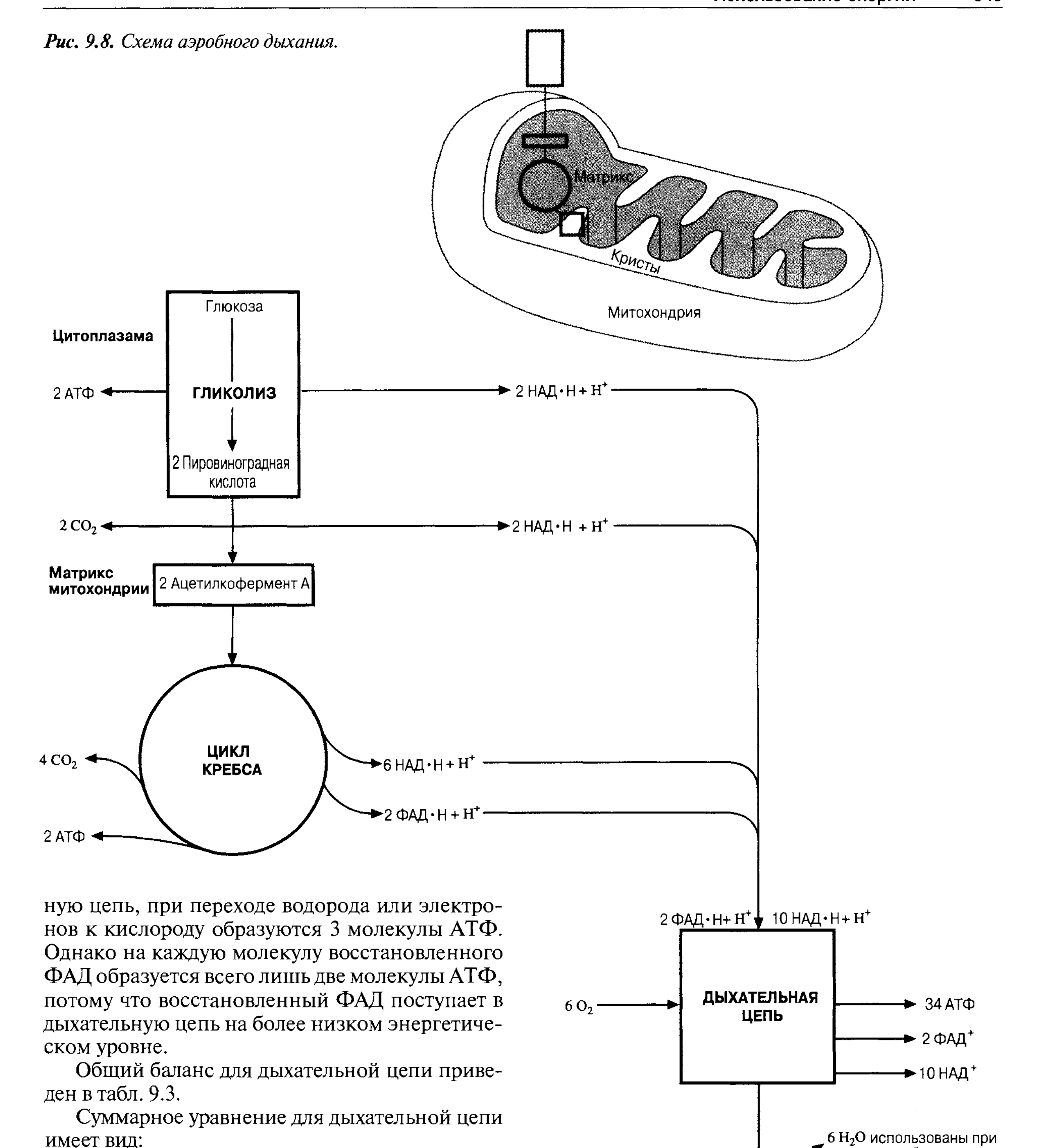
На рис. 9.7 видно, что на каждую молекулу восстановленного НАД, поступающую в дыхатель-

Таблица 9.3. Баланс дыхательной цепи. Каждая молекула восстановленного НАД дает 3 молекулы АТФ и высвобождает водород, который соединяется с кислородом, образуя воду (H_2O). 10 молекул восстановленного НАД дают, следовательно, 30 молекул АТФ и 10 молекул воды. При этом используются 10 атомов кислорода, т. е. 5 его молекул. Каждая молекула восстановленного ФАД дает 2 молекулы АТФ

Поступает в дыхательную цепь	*Образуется*	*Используется*
$12H_2$ в форме 10НАД·Н + H^+	30АТФ + $10H_2O$	$5O_2$
и 2ФАД·Н+ H^+	4АТФ + $2H_2O$	O_2
Итого:	34АТФ + $12H_2O$*	$6O_2$

* Образуется $12H_2O$, но $6H_2O$ используются на более ранних этапах дыхания (см. уравнение в конце разд. 9.3.5), поэтому общий выход составляет $6H_2O$.

Рис. 9.8. Схема аэробного дыхания.



ную цепь, при переходе водорода или электронов к кислороду образуются 3 молекулы АТФ. Однако на каждую молекулу восстановленного ФАД образуется всего лишь две молекулы АТФ, потому что восстановленный ФАД поступает в дыхательную цепь на более низком энергетическом уровне.

Общий баланс для дыхательной цепи приведен в табл. 9.3.

Суммарное уравнение для дыхательной цепи имеет вид:

$$12H_2 + 6O_2 \longrightarrow 12H_2O + 34АТФ$$

Объединим два приведенных ниже уравнения, 1 и 2:

$$1)\ C_6H_{12}O_6 + 6H_2O \xrightarrow[\text{Цикл Кребса}]{\text{Гликолиз}} 6CO_2 + 12H_2 + 4АТФ$$

$$2)\ 12H_2 + 6O_2 \xrightarrow{\text{Дыхательная цепь}} 12H_2O + 34АТФ$$

В результате получаем:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 38АТФ$$

Итак, на каждую молекулу глюкозы, окисленную в процессе аэробного дыхания, образуется 38 молекул АТФ.

> ***9.3.*** *Какова роль кислорода в процессе дыхания?*

Общая схема процесса аэробного дыхания приведена на рис. 9.8.

Окисление жирных кислот

Когда в качестве дыхательного субстрата используются липиды, они сначала гидролизуются до глицерола и жирных кислот, после чего от молекулы жирной кислоты последовательно отщепляются двууглеродные фрагменты, так что на каждом этапе эта длинная молекула укорачивается на два атома углерода. Двууглеродная ацетильная группа соединяется с коферментом А и образовавшийся ацетил-КоА вступает, как обычно, в цикл Кребса. Из каждой молекулы жирной кислоты извлекается большое количество энергии: при окислении стеариновой кислоты, например, выход АТФ составляет 147 молекул. Неудивительно поэтому, что жирные кислоты — важный источник энергии. Около половины обычных энергетических затрат сердечной мышцы, скелетных мышц (в покое), почек и печени покрывается именно за счет окисления жирных кислот.

9.3.6. Анаэробное дыхание

Анаэробное дыхание часто называют брожением. Многие микроорганизмы получают бóльшую часть своего АТФ за счет анаэробного дыхания. Для некоторых бактерий кислород, даже в обычных присутствующих в атмосфере количествах, вообще губителен, так что они вынуждены жить там, где нет кислорода. Такие организмы называют **облигатными анаэробами** (пример — *Clostridium tetani*, возбудитель столбняка).

Известны и другие организмы, например дрожжи и паразиты кишечного тракта (ленточные черви и др.), которые могут существовать как без кислорода, так и в его присутствии. Их называют **факультативными анаэробами**: при необходимости они переходят на анаэробное дыхание, однако в присутствии кислорода используют аэробный путь. Некоторые клетки, временно испытывающие недостаток кислорода (в частности, мышечные клетки), также обладают способностью к анаэробному дыханию.

Первой фазой анаэробного дыхания тоже является гликолиз. Он дает в результате на каждую молекулу глюкозы две молекулы пировиноградной кислоты, две молекулы АТФ и две молекулы восстановленного НАД (см. табл. 9.1). При аэробном дыхании присоединившийся к НАД водород после ряда реакций, идущих с высвобождением энергии, передается в конце концов кислороду и окисляется до воды. При анаэробном дыхании это оказывается невозможным, поскольку кислорода нет. Вместо этого водород вновь присоединяется к пировиноградной кислоте, так что часть энергии, заключенной в молекуле глюкозы, так и не извлекается (остается в конечном продукте брожения). Ниже мы подробнее рассмотрим, как это происходит у грибов и в животных клетках.

Анаэробное дыхание у грибов, например у дрожжей

Пировиноградная кислота ⟶ Ацетальдегид + CO_2
Фермент: пируватдекарбоксилаза

Ацетальдегид + НАД • Н + H^+ ⟶ Этанол + $НАД^+$
Фермент: алкогольдегидрогеназа

Итого: Пировиноградная кислота ⟶ Этанол + CO_2

Здесь приведены конечные этапы процесса, который носит название **спиртового брожения**. АТФ при спиртовом брожении образуется только на ранних его этапах — при расщеплении глюкозы до пировиноградной кислоты. Спиртовое брожение используется в производстве пива, вина и других спиртных напитков. В производстве хлебобулочных изделий используют выделяемый дрожжами в процессе спиртового брожения CO_2 — пузырьки этого газа заставляют подниматься тесто. Конечный продукт спиртового брожения — этанол — содержит еще довольно много энергии (в Бразилии, например, из него

делают газохол, на котором ездят автомобили). Однако в отсутствие кислорода энергию из этанола извлечь нельзя.

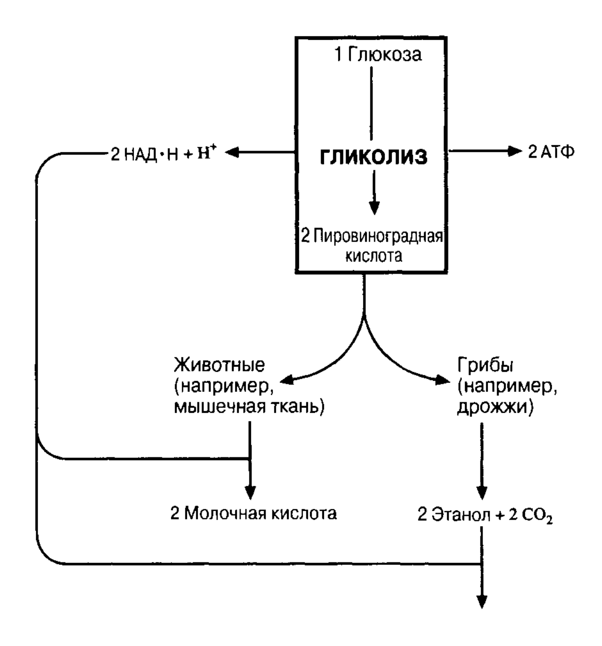
Общий выход АТФ при спиртовом брожении составляет две молекулы АТФ на одну молекулу глюкозы.

Анаэробное дыхание в животных клетках, например в мышечной ткани

Пировиноградная кислота + НАД • Н + H^+ ⟶ Молочная кислота + $НАД^+$

Фермент: лактатдегидрогеназа

В отличие от спиртового брожения ни CO_2, ни этанол при молочнокислом брожении не образуются. Конечным продуктом в данном случае является молочная кислота, накопление которой в мышцах вызывает чувство усталости, а иногда и судороги. О кислородной задолженности, возникающей при усиленной мышечной работе, мы будем говорить в разд. 9.3.8.



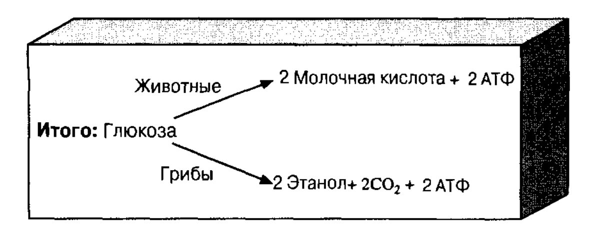


Рис. 9.9. Схема анаэробного дыхания.

При молочнокислом брожении, так же как и при спиртовом, на одну молекулу глюкозы образуются две молекулы АТФ. В конечном его продукте — молочной кислоте — сохраняется еще много энергии.

Общая схема анаэробного дыхания приведена на рис. 9.9.

9.3.7. Эффективность превращения энергии при аэробном и анаэробном дыхании

Аэробное дыхание

При аэробном дыхании на каждую окисленную молекулу глюкозы образуется 38 молекул АТФ.

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 38АТФ$$

Общее количество энергии, высвобождаемой при полном окислении глюкозы, составляет 2880 кДж на 1 моль.

В одном моле АТФ заключено 30,6 кДж.

В 38 молях АТФ заключено 30,6 ×38 = 1162,8 кДж.

Таким образом, эффективность превращения энергии при аэробном дыхании составляет: 1162,8/2880 = 40,4%.

Анаэробное дыхание

1. ДРОЖЖИ (СПИРТОВОЕ БРОЖЕНИЕ). При спиртовом брожении на каждую молекулу глюкозы образуются две молекулы АТФ.

$$Глюкоза \longrightarrow 2Этанол + 2CO_2 + 2АТФ$$

Общее количество энергии, высвобождаемой из глюкозы при ее превращении в этанол, составляет 210 кДж на 1 моль.

В двух молях АТФ заключено 2 ×30,6 = 61,2 кДж.

Следовательно, эффективность превращения энергии при спиртовом брожении составляет 61,2/210 = 29,1%.

2. МЫШЦЫ (МОЛОЧНОКИСЛОЕ БРОЖЕНИЕ). При молочнокислом брожении на каждую молекулу глюкозы образуются две молекулы АТФ.

$$Глюкоза \longrightarrow 2Молочная кислота + 2АТФ$$

Общее количество энергии, высвобождаемой из глюкозы при ее превращении в молочную кислоту, составляет 150 кДж на 1 моль.

Таким образом, эффективность превращения энергии при молочнокислом брожении составляет 61,2/150 = 40,8%.

Приведенные цифры показывают, что эффективность превращения энергии в каждой из этих систем довольно высокая по сравнению с бензиновым (25–30%) или паровым (8–12%) двигателями. Количество же энергии, запасаемое в виде АТФ при аэробном дыхании, в 19 раз больше, чем при анаэробном (38 молекул АТФ на одну молекулу глюкозы в первом случае и 2 молекулы АТФ — во втором). С этой точки зрения аэробное дыхание значительно эффективнее анаэробного. Связано это с тем, что при анаэробном дыхании значительная часть энергии остается «запертой» в этаноле или молочной кислоте. Энергия, заключенная в этаноле, так и остается для дрожжей навсегда недоступной и, значит, спиртовое брожение в смысле получения энергии — малоэффективный процесс. Из молочной же кислоты позднее может быть извлечено довольно большое количество энергии, если появится кислород. В присутствии кислорода молочная кислота превращается в печени в пировиноградную кислоту. Последняя поступает затем в цикл Кребса и полностью окисляется до CO_2 и H_2O, в результате чего дополнительно образуется большое количество молекул АТФ. Возможен и другой путь — за счет энергии АТФ из пировиноградной кислоты может вновь образоваться глюкоза в процессе, который представляет собой обращение гликолиза.

9.3.8. Кислородная задолженность и непосредственный эффект от мышечной нагрузки

Запас АТФ в клетках весьма невелик. Обычно организм восполняет этот запас по мере того, как он расходуется, однако при резком переходе от покоя к усиленной мышечной работе требуется некоторое время для того, чтобы приспособиться к этому новому состоянию. Существуют механизмы, способные поставлять мышцам необходимое количество энергии до тех пор, пока в достаточной мере не возрастет интенсивность аэробного дыхания. Один из таких механизмов — анаэробное дыхание. Важно понимать, что анаэробное дыхание служит дополнением к аэробному, а не его альтернативой.

График на рис. 9.10 показывает, как изменяется поглощение кислорода во время мышечной

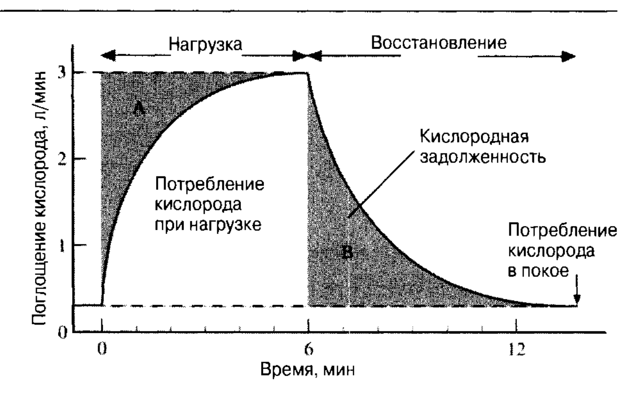


Рис. 9.10. Поглощение кислорода во время мышечной нагрузки и в период восстановления.

нагрузки и сразу же после ее прекращения. Для того чтобы удовлетворить потребность в энергии за счет аэробного дыхания, организму необходимо потреблять 3 л кислорода в минуту. В данном примере (см. график) это может быть достигнуто только к шестой минуте от начала мышечной работы. **Кислородная задолженность** (количество кислорода, которое требовалось, но не было получено организмом извне, за счет дыхания) представлена на графике зоной А. В эти первые шесть минут действуют различные описанные ниже механизмы, способные обеспечить получение необходимого количества энергии.

> **9.4.** *Скорость поглощения кислорода возрастает сразу же после начала мышечной работы. Каким образом увеличивается при мышечной нагрузке поступление кислорода из внешней среды к клеткам?*

Запас кислорода

В организме имеются некоторые резервы, из которых можно черпать кислород. Больше, чем обычно, можно извлекать кислорода из легких, из жидкостей тела и из гемоглобина. В мышцах для запасания кислорода служит белок **миоглобин**. Он очень близок по своей природе к гемоглобину (рис. 3.36) и так же, как гемоглобин, способен обратимо соединяться с кислородом. Однако он высвобождает кислород лишь тогда, когда уровень кислорода оказывается очень низким, т. е. после того, как большую часть кислорода отдаст гемоглобин. Поэтому кислород, запасенный в миоглобине, используется лишь в случае самой крайней необходимости.

Система фосфокреатина

Содержащегося в мышцах АТФ может хватить при максимальной мышечной нагрузке не более, чем примерно на три секунды. Фосфокреатин — это еще одно вещество, из которого при отщеплении его фосфатной группы высвобождается энергия. Этой энергии достаточно для синтеза АТФ из АДФ и $Ф_н$. Запас фосфокреатина в мышцах в 2–4 раза превышает запас АТФ, и при необходимости энергия из фосфокреатина может быть быстро передана АТФ. Общего запаса энергии в АТФ и фосфокреатине достаточно, чтобы поддерживать максимальную мышечную нагрузку в течение 8–10 с.

Анаэробное дыхание. Система гликоген–молочная кислота

Хотя при анаэробном дыхании на каждую молекулу глюкозы образуются всего две молекулы АТФ, а при аэробном — 38 молекул, зато в первом случае синтез АТФ идет в 2,5 раза быстрее (анаэробное дыхание дает пять молекул АТФ за тот же период времени, за который аэробное дает две). Анаэробное дыхание может, следовательно, быстро поставлять энергию. Источником глюкозы служит при этом запасенный в мышцах гликоген. Извлекаемой из него энергии хватает при максимальной мышечной активности на 90 с.

Все эти системы работают более эффективно при регулярной нагрузке.

Итак, мы видим, что системы фосфокреатина и анаэробного дыхания поставляют энергию быстро, но только в течение короткого времени. Аэробная система способна служить источником энергии неограниченно долго при достаточном количестве дыхательного субстрата. В таких видах спорта, которые рассчитаны на короткое и резкое усиление мышечной активности, например в беге на короткую дистанцию или в поднятии штанги, энергию поставляет главным образом система фосфокреатина. При беге на 200 м анаэробное дыхание может служить дополнительным источником энергии. При беге на 400 м оно поставляет уже большую часть энергии, а при таких играх, как теннис, сквош или футбол, практически вся энергия в момент предельного напряжения поступает от этой системы. Те виды спорта, в которых главное — выносливость, например марафон, бег трусцой или бег на лыжах по пересеченной местности, зависят почти целиком от аэробного дыхания.

По окончании мышечной работы (рис. 9.10) потребление кислорода не сразу возвращается к уровню, характерному для состояния покоя (0,25 л/мин). В период восстановления человек продолжает еще некоторое время тяжело дышать. Потребляемое при этом количество кислорода (зона B на рис. 9.10) и есть кислородная задолженность. Этот кислород используется:

1. Для пополнения запаса кислорода в организме, т. е. для восстановления его нормального уровня в легких, в тканевых жидкостях, миоглобине и гемоглобине.
2. Для регенерации фосфокреатина — по окончании мышечной работы креатин вновь присоединяет фосфат; энергию для этого поставляет аэробное дыхание.
3. Пополнение запаса кислорода в организме и регенерация фосфокреатина происходят быстро; об этом свидетельствует круто опускающаяся часть кривой, соответствующая первым минутам восстановления (рис. 9.10). Более медленное восстановление (пологая часть кривой) — это тот период, когда происходит удаление из мышц молочной кислоты, накопившейся при анаэробном дыхании. Молочная кислота поступает в кровь и переносится из мышц в печень, где она окисляется с образованием пировиноградной кислоты и восстановленного НАД. Часть этой пировиноградной кислоты направляется на обычный аэробный путь через цикл Кребса и подвергается окислению, в результате чего образуется АТФ. Этот АТФ может затем использоваться для превращения остальной части пировиноградной кислоты (около 75%) снова в глюкозу путем процесса, который представляет собой обращенный гликолиз. В сердечной мышце при тяжелой нагрузке молочная кислота тоже может превращаться в пировиноградную, окисляясь за счет НАД, и этот процесс служит здесь дополнительным источником энергии.

9.5. *Почему уровень молочной кислоты в крови продолжает расти и по окончании мышечной работы, когда анаэробное дыхание уже прекратилось?*

9.3.9. Использование процессов брожения в промышленных целях

В различных бродильных производствах, которые играют в современном хозяйстве весьма важную роль, процессы брожения осуществляются микроорганизмами. Их культивируют для этого в специальных контейнерах, так называемых **ферментерах** или **биореакторах**. Об этих процессах мы будем говорить в гл. 12.

Опыт 9.1. Изучение окисления одного из промежуточных продуктов цикла Кребса

Наиболее эффективный способ извлечения энергии из субстрата с запасанием ее для последующего использования состоит в расчленении этого процесса на ряд более простых обратимых реакций, катализируемых ферментами. Одна из таких промежуточных реакций — это окисление янтарной кислоты в фумаровую путем отщепления водорода.

Известны вещества, способные присоединять отщепленные водородные атомы и при этом изменять свой цвет. К таким веществам относится 2,6-дихлорфенолиндофенол (ДХФИФ): его окисленная форма окрашена в синий цвет, а восстановленная — бесцветна.

Если окисленная форма ДХФИФ при смешивании с тканевым экстрактом обесцвечивается, то можно предположить, что причина этого — присоединение атомов водорода от янтарной кислоты. Добавим к смеси янтарную кислоту. Если теперь скорость обесцвечивания возрастет, то это подкрепит нашу гипотезу о том, что ДХФИФ играет роль акцептора атомов водорода, отщепляющихся от янтарной кислоты.

Поскольку большинство реакций в живых организмах катализируется ферментами, ясно, что окисление будет происходить лишь в том случае, если в среде имеется надлежащий фермент. Реакцию окисления янтарной кислоты катализирует фермент сукцинатдегидрогеназа, и дополнительные исследования позволяют выявить присутствие этого фермента. В нашем опыте источником фермента будет служить суспензия митохондрий из прорастающих семян маша (Phaseolus aureus). Выделять митохондрии необходимо как можно быстрее, поскольку после разрушения клеток метаболизм продолжается очень недолго.

Опыт делится на две части: 1) выделение нужного фермента и 2) использование его для окисления янтарной кислоты. ДХФИФ служит индикатором, который позволяет определить, идет реакция или нет.

Все, что требуется для первой части опыта (т. е. для приготовления ферментного экстракта), желательно до начала работы не менее часа выдержать в холодильнике.

Материалы и оборудование

4 центрифужные пробирки (по 15 мл)
2 стеклянные палочки
2 градуированные пипетки на 10 мл
2 лабораторных стакана емкостью 1 л (желательно полиэтиленовые)
Лед
Соль
Семена маша
Пробирки со штативом
1 градуированная пипетка на 1 мл
Таймер
Растворы (указания относительно приготовления растворов даны после описания опыта)
Забуференный раствор сахарозы
Забуференный раствор сахарозы + раствор янтарной кислоты
0,1%-ный раствор ДХФИФ (приготовляется на забуференном растворе сахарозы)
Дистиллированная вода

Методика

1. Прорастите семена маша (24 шт.), поместив их на влажную вату и оставив в темноте на 3—4 дня.
2. Приготовьте ледяную баню: положите лед в полиэтиленовый стакан емкостью 1 л и добавьте к нему соли, чтобы понизить температуру.
3. Поместите в ледяную баню колбу с забуференным раствором сахарозы и две центрифужные пробирки.
4. Удалите у 12 проросших семян оболочки и корешки.
5. Поместите в центрифужные пробирки по 6 семян.
6. Добавьте в каждую пробирку по 1 мл забуференного раствора сахарозы, не содержащего янтарной кислоты.

7. Тщательно размельчите семена с помощью охлажденной стеклянной палочки; пробирки должны при этом все время оставаться в стакане со льдом.
8. Добавьте в каждую центрифужную пробирку еще по 10 мл забуференного раствора сахарозы.
9. Поместите центрифужные пробирки в центрифугу (друг против друга) и прокрутите их при максимальной скорости в течение 3 мин.
10. Верните центрифужные пробирки в стакан со льдом.
11. Внесите пипеткой в одну из лабораторных пробирок 15 мл дистиллированной воды и отметьте положение мениска.
12. Вылейте дистиллированную воду и заполните пробирку до отметки надосадочной жидкостью из центрифужных пробирок.
13. Этот этап необходимо проделать очень быстро: добавьте в ту же лабораторную пробирку 0,5 мл раствора ДХФИФ и перемешайте содержимое, закрыв пробирку большим пальцем и перевернув ее.
14. Во время перемешивания растворов включите отсчет времени.
15. Отметьте цвет раствора через 20 мин.
16. Повторите весь эксперимент, использовав на этот раз забуференный раствор сахарозы, содержащий янтарную кислоту.

Проследить за ходом эксперимента можно и с помощью колориметра.

1. Поставьте красный фильтр, включите колориметр и дайте ему прогреться в течение 5 мин.
2. Добавьте 0,5 мл раствора ДХФИФ к 15 мл надосадочной жидкости, как описано выше.
3. Смешайте растворы и включите отсчет времени.
4. Поместите пробирку в колориметр и установите прибор на 0% пропускания.
5. Снимите показания колориметра через 1, 2, 5, 10 и 20 мин.
6. Повторите тот же опыт, но с забуференным раствором сахарозы, содержащим янтарную кислоту.
7. Постройте график зависимости пропускания (ось ординат) от времени.
8. Сформулируйте выводы, которые можно сделать на основе полученных результатов.

Приготовление растворов

Забуференный раствор сахарозы (100 мл)

Гидрофосфат натрия (Na_2HPO_4)	0,76 г
Дигидрофосфат калия (KH_2PO_4)	0,18 г
Сахароза	13,60 г
Сульфат магния	0,10 г

Забуференный раствор сахарозы + янтарная кислота (100 мл)

Забуференный раствор сахарозы, приготовленный как описано выше	
Янтарная кислота	1,36 г
Гидрокарбонат натрия	1,68 г

Лучше всего сразу приготовить забуференный раствор сахарозы в количестве, достаточном для обеих частей опыта (раствор готовится на дистиллированной воде). После этого следует разделить раствор на две равные части и добавить к одной из них янтарную кислоту и гидрокарбонат натрия (в соответствующей концентрации).

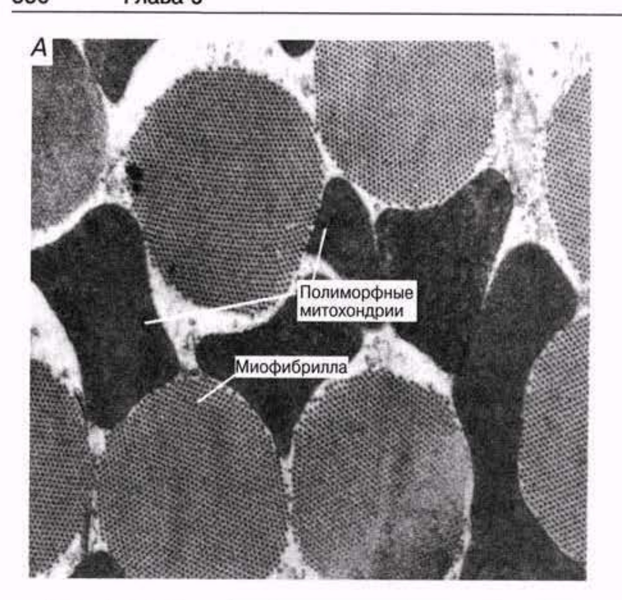
Когда к забуференному раствору сахарозы добавляют янтарную кислоту и гидрокарбонат натрия, жидкость вскипает. Раствор следует хорошо встряхнуть, чтобы вся углекислота выделилась, так как ее присутствие может сказаться на результатах эксперимента.

Раствор ДХФИФ

Растворите 0,1 г дихлорфенолиндофенола в 10 мл забуференного раствора сахарозы (без янтарной кислоты для обеих частей эксперимента). Растворяется это вещество не слишком хорошо, поэтому после тщательного перемешивания суспензию следует профильтровать.

9.3.10. Митохондрии

Митохондрии имеются во всех эукариотических клетках. Эти органеллы — главное место аэробной дыхательной активности клетки. Впервые митохондрии были обнаружены в виде гранул в мышечных клетках в 1850 г.



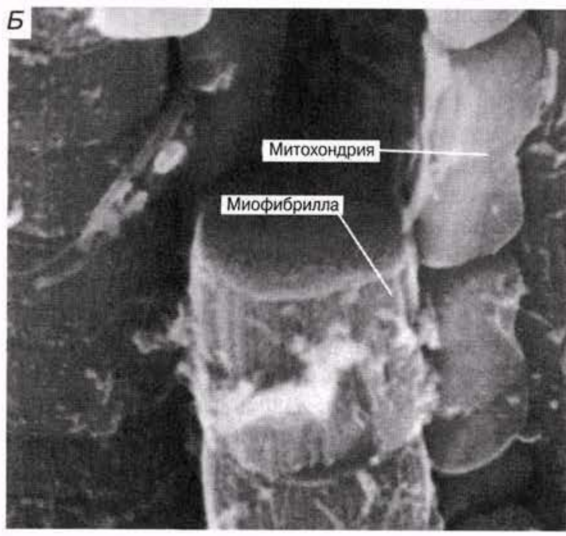


Рис. 9.11. Микрофотографии летательной мышцы комнатной мухи, полученные с помощью трансмиссионного (А) и сканирующего (Б) электронного микроскопов. Видно, что каждая миофибрилла (мышечное волокно) окружена полиморфными (т. е. разной формы) митохондриями. Миофибриллы — сократительные элементы мышцы. Сокращение мышц — процесс, требующий затраты энергии.

Число митохондрий в клетке очень непостоянно; оно зависит от вида организма и от природы клетки. В клетках, в которых потребность в энергии велика, содержится много митохондрий (в одной печеночной клетке, например, их может быть около 1000). В менее активных клетках митохондрий гораздо меньше. Чрезвычайно сильно варьируют также размеры и форма митохондрий. Митохондрии могут быть спиральными, округлыми, вытянутыми, чашевидными и даже разветвленными; в более активных клетках они обычно крупнее. Длина митохондрий колеблется в пределах 1,5–10 мкм, а ширина — в пределах 0,25–1,00 мкм, но их диаметр не превышает 1 мкм.

> ***9.6.*** *Почему при столь больших различиях в длине митохондрий их диаметр сравнительно постоянен?*

Митохондрии способны изменять свою форму, а некоторые могут также перемещаться в особо активные участки клетки. Такое перемещение позволяет клетке сосредоточить большое число митохондрий в тех местах, где выше потребность в АТФ. В других случаях положение митохондрий более постоянно (как, например, в летательных мышцах насекомых; рис. 9.11).

Строение митохондрий

Митохондрии выделяют из клеток в виде чистой фракции с помощью гомогенизатора и ультрацентрифуги, как описано в гл. 5 (разд. 5.7). После этого их можно исследовать в электронном микроскопе, используя для этого различные методики, например изготовление срезов или негативный контраст.

Каждая митохондрия окружена оболочкой, состоящей из двух мембран. Наружную мембрану отделяет от внутренней небольшое расстояние — внутримембранное пространство. Внутренняя мембрана образует многочисленные гребневидные складки, так называемые **кристы** (рис. 9.12). Кристы существенно увеличивают поверхность внутренней мембраны, обеспечивая место для размещения компонентов дыхательной цепи. Через внутреннюю митохондриальную мембрану осуществляется активный транспорт АДФ и АТФ. Метод негативного контрастирования, при котором окрашенными оказываются не сами структуры, а пространство вокруг них (рис. 9.12, *Д*), позволил выявить присутствие особых **«элементарных частиц»** на той стороне внутренней митохондриальной мембра-

ны, которая обращена к матриксу. Каждая такая частица состоит из головки, ножки и основания (рис. 9.12, *В* и *Г*). Хотя микрофотографии (рис. 9.12, *Е*) свидетельствуют, казалось бы, о том, что элементарные частицы выступают из мембраны в матрикс, считается, что это артефакт, обусловленный самой процедурой приготовления препарата, и что в действительности они полностью погружены в мембрану. Головки частиц ответственны за синтез АТФ; в них находится фермент **АТФаза**, обеспечивающий сопряжение фосфорилирования АДФ с реакциями в дыхательной цепи. В основании частиц, заполняя собой всю толщу мембраны, располагаются компоненты самой дыхательной цепи. В митохондриальном матриксе содержится бóльшая часть ферментов, участвующих в цикле Кребса, и протекает окисление жирных кислот. Здесь же находятся митохондриальные ДНК, РНК и 70S-рибосомы.

9.7. ***Какими химическими веществами, участвующими в дыхании, обмениваются цитоплазма и митохондрии? Укажите четыре таких вещества, поступающие в митохондрии, и четыре вещества, переходящие из митохондрий в цитоплазму.***

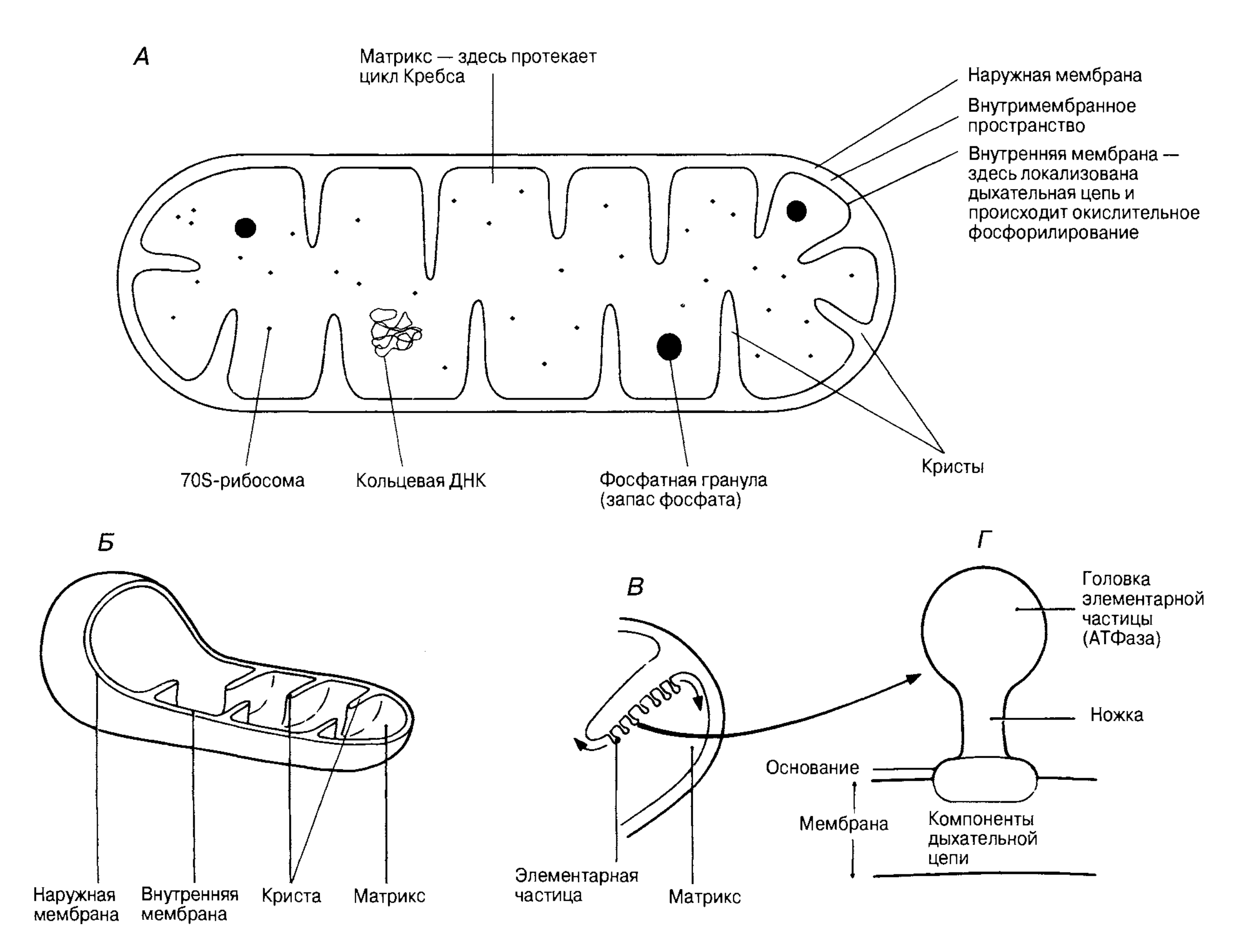
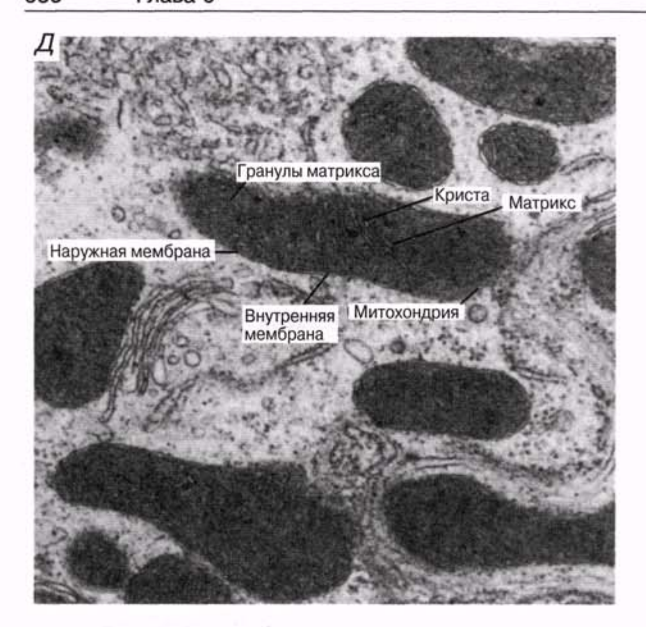
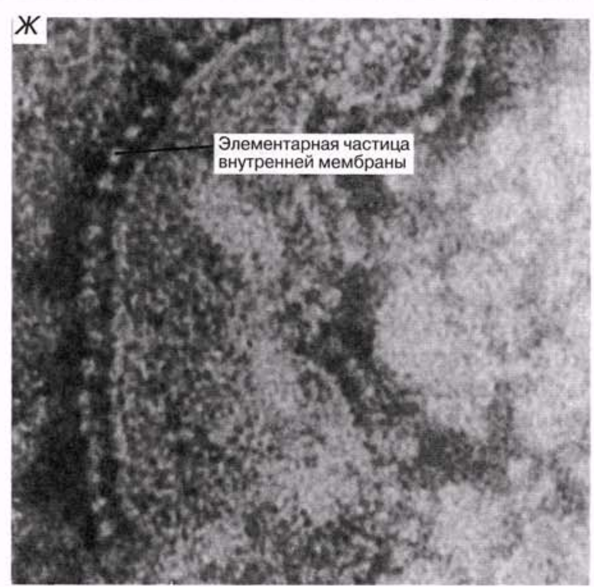


Рис. 9.12. Строение митохондрий. А. Схематическое изображение митохондрии. Б. Трехмерная модель. В. Схема строения кристы с «элементарными частицами» внутренней мембраны. Г. Строение элементарной частицы внутренней митохондриальной мембраны. *(Продолжение рисунка на с. 358)*





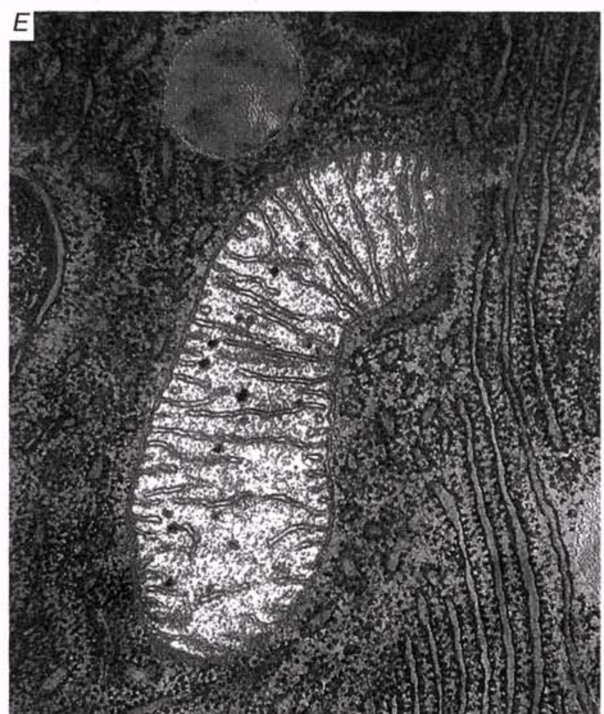


***Рис. 9.12.** Продолжение. Д. Электронная микрофотография митохондрий, полученная при малом увеличении. Е. Электронная микрофотография митохондрии, полученная при большом увеличении. Ж. Электронная микрофотография (трансмиссионный электронный микроскоп; негативный контраст), на которой видны элементарные частицы внутренней митохондриальной мембраны из разрушенных осмотическим шоком митохондрий комнатной мухи.*

Эволюция митохондрий: эндосимбиотическая гипотеза

Митохондрии, подобно бактериям (прокариотам), содержат кольцевую ДНК (рис. 9.13) и 70S-рибосомы. Это обстоятельство наряду с другими фактами позволяет предположить, что митохондрии, как и хлоропласты, были когда-то свободноживущими бактериями. Случайно проникнув некогда в эукариотическую клетку, они вступили с ней во взаимовыгодный симбиоз. (Более подробно мы уже обсуждали этот вопрос; см. разд. 2.6.1.)

9.4. Газообмен

Газообменом называют обмен дыхательными газами между организмом и средой. Аэробам для дыхания необходим поступающий из внешней среды кислород, а в среду аэробы и большинство анаэробов выделяют углекислоту (диоксид углерода, CO_2) — конечный продукт («отходы») дыхания. Поверхность, на которой этот обмен фактически идет, называют **дыхательной поверхностью**. Осуществляется газообмен у всех организмов путем физического процесса — **диффузии**. Для того чтобы диффузия могла быть эффективной, дыхательная поверхность должна удовлетворять нескольким условиям:

1) она должна быть **проницаемой**, чтобы сквозь нее могли проходить газы;

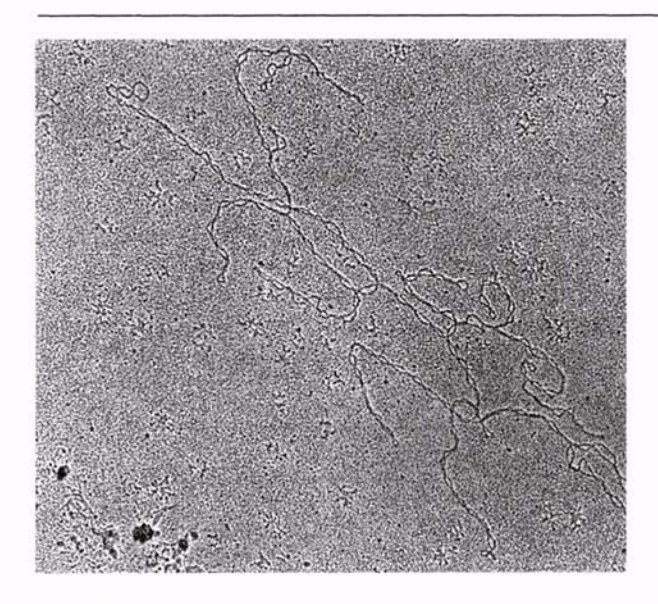


Рис. 9.13. Электронная микрофотография митохондриальной ДНК из пивных дрожжей Saccharomyces carlsbergensis. Молекула представляет собой суперспирализованное кольцо ДНК с длиной окружности 26 мкм. Она построена примерно из 75 000 нуклеотидов. В ней закодированы некоторые митохондриальные белки. Прочие необходимые для митохондрий гены находятся в ядерной ДНК.

2) образующий ее слой должен быть **тонким**, потому что диффузия эффективна на расстояниях не более 1 см;
3) **площадь дыхательной поверхности** должна быть большой, чтобы через нее могли обмениваться достаточные количества газов в соответствии с потребностями организма;
4) она должна **обильно снабжаться кровью** (а иногда необходим и какой-то вентиляционный механизм) у тех организмов (речь идет о крупных животных), у которых средой для транспорта газов служит кровь. Это позволяет поддерживать между двумя ее сторонами крутой диффузионный градиент, т. е. большую разность концентраций.

Для того чтобы понять, каким образом может быть достигнута максимальная скорость диффузии через дыхательную поверхность, следует обратиться к закону Фика. Согласно этому закону, скорость диффузии газов через дыхательную поверхность пропорциональна следующему выражению (см. разд. 5.9.8, где речь идет о диффузии через мембраны):

$$\frac{\text{Площадь дыхательнеой поверхности} \times \text{Разность концентраций газов между двумя сторонами дыхательной поверхности}}{\text{Толщина слоя, образующего дыхательную поверхность}}$$

Организмы получают необходимый им кислород либо непосредственно из атмосферы, либо из воды, в которой он растворен. Содержание кислорода в воде и в воздухе далеко не одинаково. В воздухе в единице объема содержится во много раз больше кислорода (21%), чем в таком же объеме воды (0,8%). Отсюда следует, что объем воды, который вынуждены пропускать над дыхательной поверхностью для удовлетворения своих метаболических нужд водные организмы, например рыбы, значительно больше объема воздуха, достаточного для наземных позвоночных. Это предполагает и наличие какого-то иного механизма вентиляции у водных животных. Кроме того, плотность у воды в 700 раз больше, а вязкость в 100 раз больше, чем у воздуха. А это означает, что для пропускания воды над дыхательной поверхностью требуется больше энергии. Наконец, кислород диффундирует через воду в 1000 раз медленнее, чем через воздух, и значит, поддерживать крутой концентрационный градиент между двумя сторонами дыхательной поверхности в воде намного труднее. Неудивительно поэтому, что у рыб метаболическая активность гораздо ниже, чем у животных, которые дышат с помощью легких.

9.4.1. Одноклеточный организм, например амеба

Амеба — одноклеточный организм, принадлежащий к подцарству простейших (Protozoa). Форма ее тела непостоянна и при движении меняется. Диаметр ее обычно меньше 1 мм, так что отношение поверхности тела к объему достаточно велико, что вообще характерно для одноклеточных организмов. Дыхательной поверхностью амебе служит наружная клеточная мембрана. Диффузия газов осуществляется через всю поверхность тела с достаточно большой скоростью, чтобы удовлетворить все метаболические нужды этого животного. Кислород поступает в клетку, а CO_2 выходит из клетки по своим собственным диф-

фузионным градиентам (см. разд. 5.9.8, где описывается диффузия через мембраны).

9.4.2. Потребность в специализированных дыхательных структурах и пигментах

С увеличением размеров тела отношение поверхности тела к объему уменьшается. Простая диффузия теперь уже не может обеспечить достаточный приток кислорода к тем клеткам, которые не находятся в прямом контакте с внешней средой. К тому же нередко и сама потребность в кислороде у таких более крупных животных ввиду их высокой метаболической активности оказывается выше.

Повышенная потребность в кислороде привела в процессе эволюции к тому, что некоторые участки тела превратились в специализированные дыхательные поверхности. У разных животных типы дыхательных поверхностей различны. В каждом случае они приспособлены для работы в тех или иных конкретных условиях. На

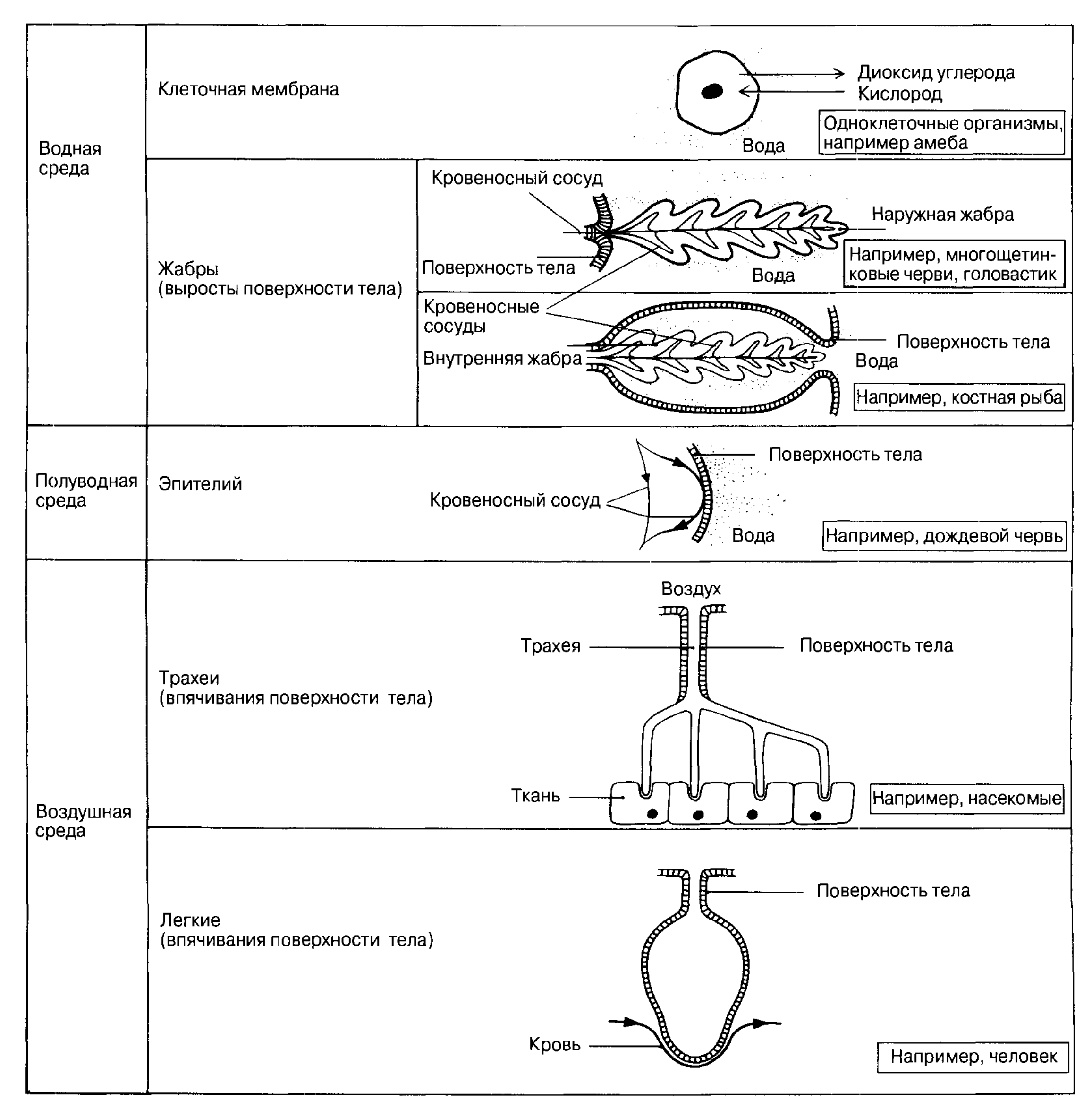


Рис. 9.14. Некоторые типы дыхательных поверхностей у животных.

рис. 9.14 показано, как их можно в соответствии с этим классифицировать. Обычно площадь дыхательных поверхностей сильно увеличена и часто они связаны с какой-нибудь транспортной системой, например кровеносной. Транспортная система обеспечивает связь дыхательной поверхности со всеми прочими тканями тела и делает возможным непрерывный обмен кислородом и углекислотой между дыхательной поверхностью и клетками. Присутствие дыхательного пигмента в крови еще более повышает способность крови переносить кислород (см. ниже). Кроме того, особые вентиляционные движения ускоряют газообмен между организмом и средой, поддерживая крутые диффузионные градиенты.

Дыхательные пигменты

Дыхательные пигменты — это окрашенные вещества, способные обратимо связываться с кислородом и служить его переносчиками. Все известные дыхательные пигменты состоят из окрашенной небелковой части — у гемоглобина, например, это гем — и соединенной с ней белковой молекулы. Гемоглобин — красный пигмент. При высоких концентрациях кислорода пигмент легко его присоединяет, а при низких — быстро отдает. Кровь, содержащая какой-либо дыхательный пигмент, служит более эффективным переносчиком кислорода, нежели кровь без такого пигмента. Пигмент позволяет поглощать и транспортировать гораздо большие количества кислорода. У млекопитающих и других позвоночных роль дыхательного пигмента играет гемоглобин, содержащийся в эритроцитах.

В гл. 14 мы рассмотрим перенос кислорода гемоглобином более подробно.

9.4.3. Кольчатые черви, например дождевой червь

Дождевой червь относится к группе кольчатых червей. У него нет никаких особых органов, предназначенных специально для газообмена, и газообмен происходит путем диффузии через всю поверхность тела. Специализированные органы им в сущности и не нужны, так как благодаря цилиндрической форме тела отношение площади поверхности к объему у них велико, а при своей относительно малой активности они расходуют не так много кислорода.

Однако у кольчатых червей имеется кровеносная система (в отличие от некоторых более простых животных и одноклеточных организмов), а в их крови растворен дыхательный пигмент гемоглобин. Сокращения крупных кровеносных сосудов прогоняют кровь вместе с растворенными в ней газами по всему телу; это же способствует и поддержанию крутых диффузионных градиентов.

Тонкая кожа дождевого червя (кутикула) постоянно увлажняется секретом находящихся в эпителии желез. В эпителии непосредственно под кутикулой расположены капилляры (рис. 9.14). Расстояние между кровеносными сосудами и поверхностью тела невелико и это обеспечивает быструю диффузию кислорода в кровь. Дождевые черви практически ничем не защищены от высыхания и поэтому стараются держаться только во влажной среде.

9.4.4. Насекомые, например саранча

У насекомых газообмен осуществляется через систему трубочек, так называемых **трахей**. Такая система позволяет кислороду поступать из воздуха прямо к тканям и необходимость в его транспортировке кровью отпадает. Это гораздо более быстрый способ, нежели диффузия растворенного кислорода сквозь ткани; такой газообмен создает условия для высокой интенсивности метаболизма.

Дыхальца — парные отверстия, имеющиеся на втором и третьем грудном и на первых восьми брюшных сегментах тела насекомого, ведут в воздушные полости. От этих полостей отходят разветвленные трубочки — **трахеи** (рис. 9.15). Каждая трахея выстлана эпителием, секретирующим тонкий слой хитинового материала. Обычно этот жесткий слой еще более укреплен спиральными и кольцевыми утолщениями, благодаря которым воздухоносные пути остаются открытыми, даже если в просвете трахей давление оказывается отрицательным (сравните с хрящевыми кольцами в трахее и бронхах человека). В каждом сегменте тела трахеи разветвляются на многочисленные более мелкие трубочки, называемые трахеолами; трахеолы тоже ветвятся, пронизывая ткани насекомого, и в наиболее активных тканях, например в летательных мышцах, оканчиваются слепо внутри отдельных клеток. Степень ветвления трахеол может меняться в зависимости от метаболических нужд тканей.

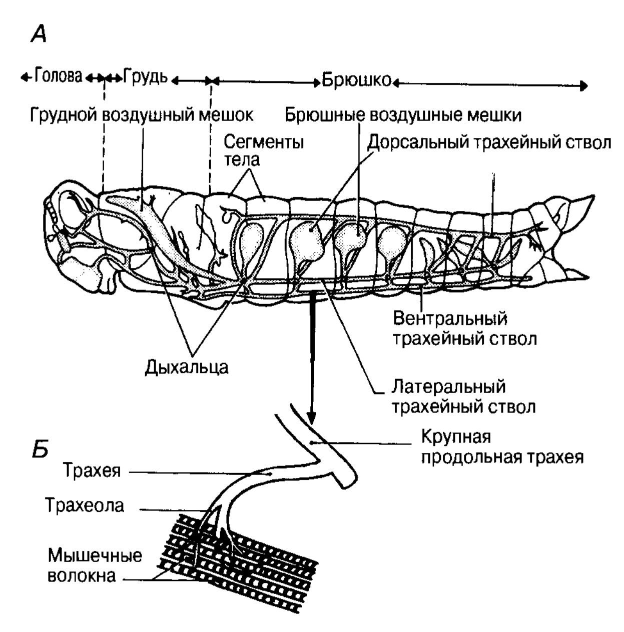
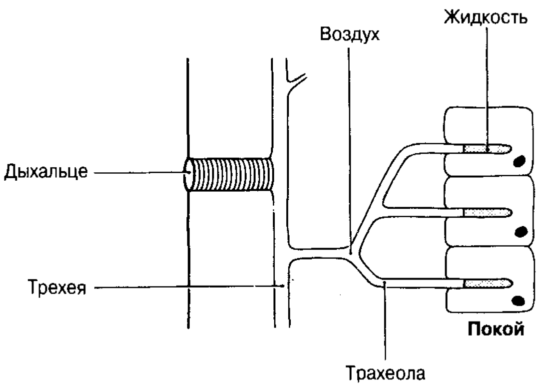


Рис. 9.15. А. Система трахей у саранчи. Б. Строение трахеи насекомого.



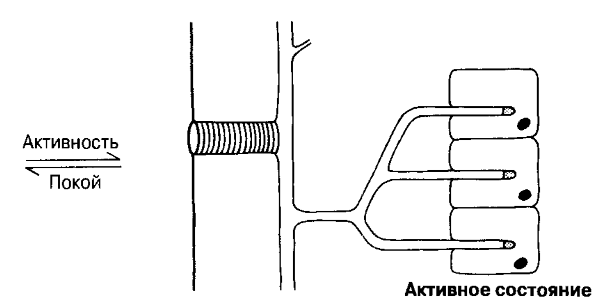


Рис. 9.16. Условия, создающиеся в тканях насекомого в покое и в активном состоянии (работа трахеол).

В трахеолах хитиновая выстилка отсутствует. В состоянии покоя они наполнены водянистой жидкостью (рис. 9.16); в это время кислород диффундирует по ним к тканям (а CO_2 — в обратном направлении) со скоростью, вполне достаточной для удовлетворения потребностей насекомого. В активном состоянии усиление метаболической активности мышц ведет к накоплению определенных метаболитов, в частности молочной кислоты, и в тканях соответственно повышается осмотическое давление. Когда это происходит, жидкость из трахеол под действием осмотических сил частично всасывается в ткани, и в трахеолы поступает больше воздуха, а значит, и больше кислорода, причем этот кислород подается непосредственно к тканям как раз тогда, когда они в нем нуждаются.

Общий поток воздуха, проходящий через тело насекомого, регулируется механизмом, закрывающим дыхальца. Отверстие каждого дыхальца снабжено системой клапанов, управляемых очень мелкими мышцами. Края этого отверстия покрыты волосками, которые препятствуют попаданию в дыхальца чужеродных частиц и предотвращают излишнюю потерю влаги. Величина отверстия регулируется в зависимости от количества CO_2 в теле насекомого.

Усиленная активность ведет к усиленному образованию CO_2. Хеморецепторы улавливают это и дыхальца открываются. Тот же стимул может вызывать и вентиляционные движения тела, особенно у крупных насекомых, таких как саранча. Дорсовентральные мышцы, сокращаясь, делают тело насекомого более плоским, вследствие чего объем трахейной системы уменьшается и воздух выталкивается из нее наружу («выдох»). Всасывание воздуха («вдох») происходит пассивно, когда сегменты тела благодаря своей эластичности принимают исходную форму.

Судя по некоторым данным, грудные и брюшные дыхальца открываются и закрываются попеременно, и это в сочетании с вентиляционными движениями тела создает однонаправленный поток воздуха, который входит в тело насекомого через грудной отдел и выходит через брюшной.

Трахейная система, безусловно, весьма эффективна в смысле газообмена, однако следует учитывать, что газообмен определяется у большинства насекомых исключительно диффузией кислорода через ткани насекомого. Диффузия

же, как известно, эффективна только на малых расстояниях, и это накладывает жесткие ограничения на размеры, которых могут достигать насекомые. Эти малые расстояния, на которых диффузия достаточно эффективна, не превышают 1 см; поэтому, хотя и встречаются насекомые длиной до 30 см, их тело не должно при этом иметь в толщину более 2 см.

9.4.5. Костные рыбы, например сельди

У костных рыб в стенках глотки (участка передней кишки, отделяющего ротовую полость от пищевода) имеются **жаберные щели**. Через них внутренняя среда организма рыбы сообщается с внешней средой, т. е. с водой. Между жаберными щелями располагаются костные образования, так называемые **жаберные дуги**. У костных рыб имеется четыре пары жаберных дуг, разделяющие пять пар жаберных щелей (рис. 9.17, *А*). Каждая жабра состоит из двух рядов **жаберных лепестков**, расположенных в виде буквы V (рис. 9.17, *Б*). Лепестки несут жаберные **пластинки** (рис. 9.17, *В*), пронизанные многочисленными капиллярами. Жаберные пластинки значительно увеличивают площадь дыхательной поверхности. Толщина барьера, отделяющего кровь от воды, не более нескольких кле-

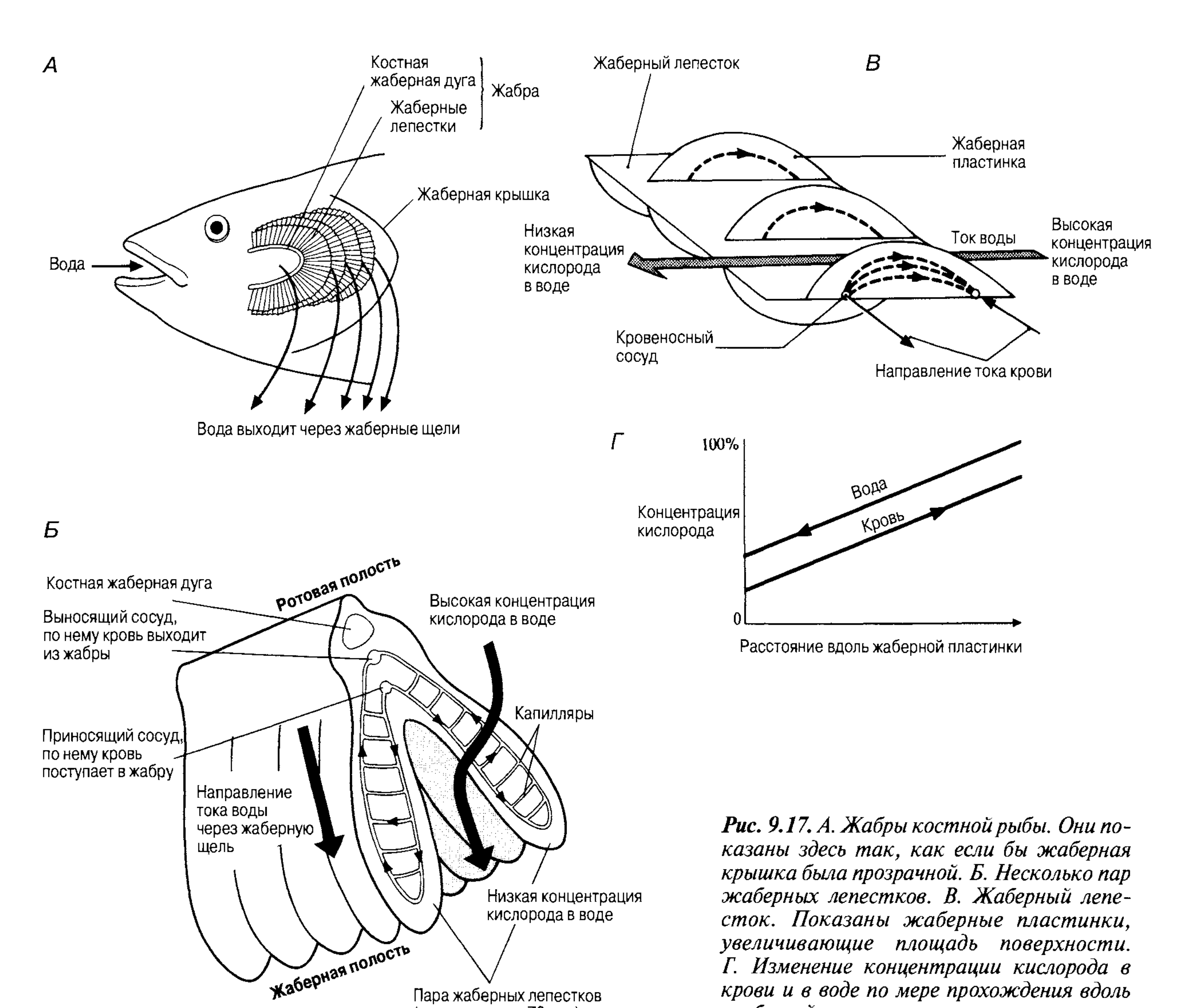


Рис. 9.17. А. Жабры костной рыбы. Они показаны здесь так, как если бы жаберная крышка была прозрачной. Б. Несколько пар жаберных лепестков. В. Жаберный лепесток. Показаны жаберные пластинки, увеличивающие площадь поверхности. Г. Изменение концентрации кислорода в крови и в воде по мере прохождения вдоль жаберной пластинки.

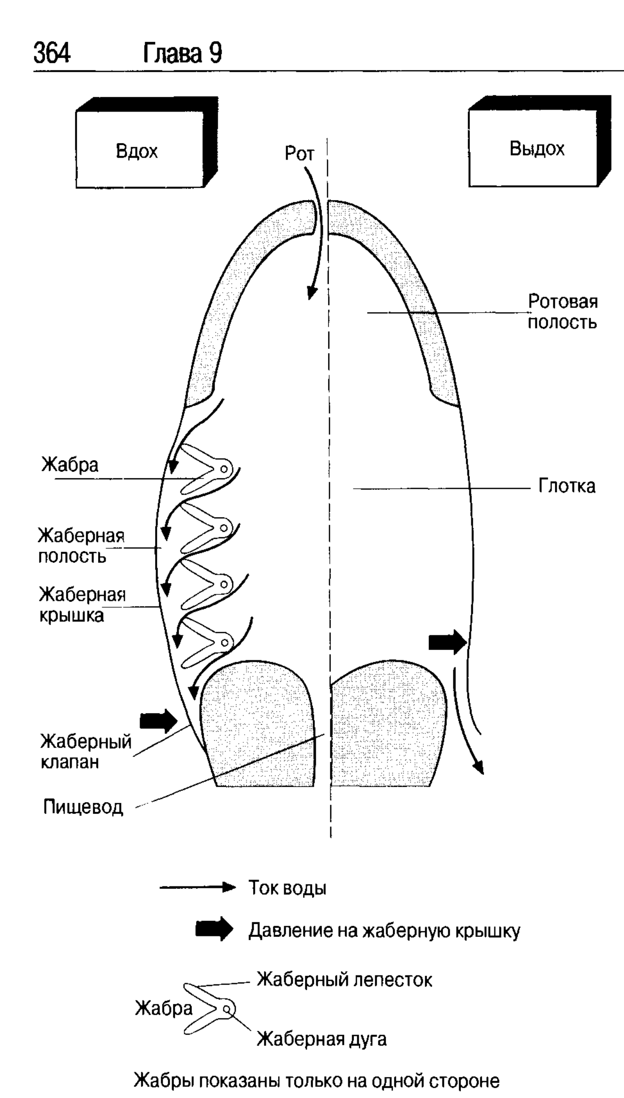


Рис. 9.18. *Вентиляционный механизм костной рыбы.*

ток; поэтому диффузия газов через этот барьер идет очень быстро.

Подвижная **жаберная крышка**, укрепленная тонкими костными слоями, прикрывает и защищает жабры. Пространство, отделяющее жабры от внутренней поверхности жаберной крышки, носит название **жаберной полости** (рис. 9.18). Жаберная крышка играет также определенную роль в функционировании вентиляционного механизма. Она может закрываться, плотно прижимаясь к телу рыбы, или открываться, регулируя таким образом ток воды — ее поступление внутрь через жаберную полость и выход наружу.

При вдохе ротовая полость расширяется и давление в ней падает, вследствие чего через ротовое отверстие внутрь устремляется вода. Одновременно под напором воды извне закрывается задний конец жаберной крышки, препятствуя поступлению воды с этой стороны. В то же время, однако, сокращаются мышцы жаберной крышки и жаберная полость расширяется. Давление в жаберной полости ниже, чем в ротовой, и поэтому вода поступает из ротовой полости в жаберную, проходя при этом над жабрами. Следовательно, газообмен может продолжаться и тогда, когда рыба набирает в рот новые порции воды.

При выдохе ротовое отверстие и входное отверстие пищевода закрываются, а дно ротовой полости поднимается. В результате вода выталкивается через жаберные щели в жаберную полость и, пройдя над жабрами, выходит затем наружу около заднего края жаберной крышки, открытой теперь под напором воды. Благодаря согласованной активности ротовой полости и мышц жаберной крышки жабры почти все время омываются потоком воды, так что в воде у их поверхности поддерживается высокая концентрация кислорода и низкая концентрация CO_2.

Лепестки соседних жабр перекрываются своими концами. Это создает сопротивление току воды, замедляя ее прохождение над жаберными пластинками и тем самым увеличивая время, на протяжении которого может происходить газообмен. Кровь в жаберных пластинках течет в направлении, противоположном току воды (рис. 9.17, *В*). Такая **противоточная система** (рис. 9.17, *Г*) более эффективна, нежели система с параллельными потоками, в которой обе жидкости движутся в одном направлении. В противоточной системе кровь на своем пути все время встречается с водой, в которой концентрация растворенного кислорода относительно высока, и градиент концентрации между кровью и водой поддерживается по всей длине жаберного лепестка и в каждой жаберной пластинке. Благодаря этому костные рыбы могут извлекать до 80% растворенного в воде кислорода.

9.8. *Попробуйте объяснить, почему система с параллельными потоками крови и воды была бы сравнительно малоэффективным механизмом газообмена.*

9.5. Газообмен у млекопитающих

9.5.1. Строение дыхательной системы

Дыхательную поверхность млекопитающих образует множество заполненных воздухом пузырьков, называемых **альвеолами**. Альвеолы находятся внутри парных **легких**, расположенных в грудной полости рядом с сердцем и связанных с атмосферным воздухом через ряд воздухоносных трубок (рис. 9.19). По этим трубкам воздух поступает в легкие. Сердце и легкие окружают и служат им защитой двенадцать пар костных ребер. К ребрам прикреплены **межреберные мышцы**, а грудную полость отделяет от брюшной обширная **диафрагма**. Эти мышцы и диафрагма также участвуют в работе вентиляционного механизма, который мы рассмотрим в разд. 9.5.4.

Воздух поступает в организм через две ноздри, у каждой из которых имеется каемка волосков, задерживающих посторонние частицы. Проходя через носовые ходы, воздух согревается и увлажняется. Одновременно животное распознает принесенные им запахи. Далее воздух должен попасть через гортань в трахею. Трахея представляет собой трубку, которая лежит непосредственно перед пищеводом и заканчивается в грудной полости. Стенки трахеи укреплены С-образными хрящами; благодаря этим хрящам она всегда остается открытой. Своей незамкнутой стороной С-образные хрящи обращены к пищеводу (рис. 9.19); они не позволяют трахее спадаться при вдохе. Такой хрящ можно видеть на поперечном разрезе через трахею (рис. 9.20, *А*).

На нижнем конце трахея разделяется на два **бронха**. В легких каждый бронх многократно делится на еще более тонкие трубки, называемые **бронхиолами**. Эти последние в свою очередь делятся на все более и более тонкие трубочки, заканчивающиеся **альвеолярными ходами** которые ведут в **альвеолярные мешочки**. В каждом таком мешочке находится группа открывающихся в него альвеол. На рис. 9.21 приведена схема этого дыхательного пути и гистологические характеристики отдельных его участков.

Стенки большей части воздухоносных путей выстланы мерцательным эпителием. В толще эпителия имеются бокаловидные клетки, выделяющие слизистый секрет (рис. 9.20 и 6.16). Слизь улавливает любые частицы, которым уда-

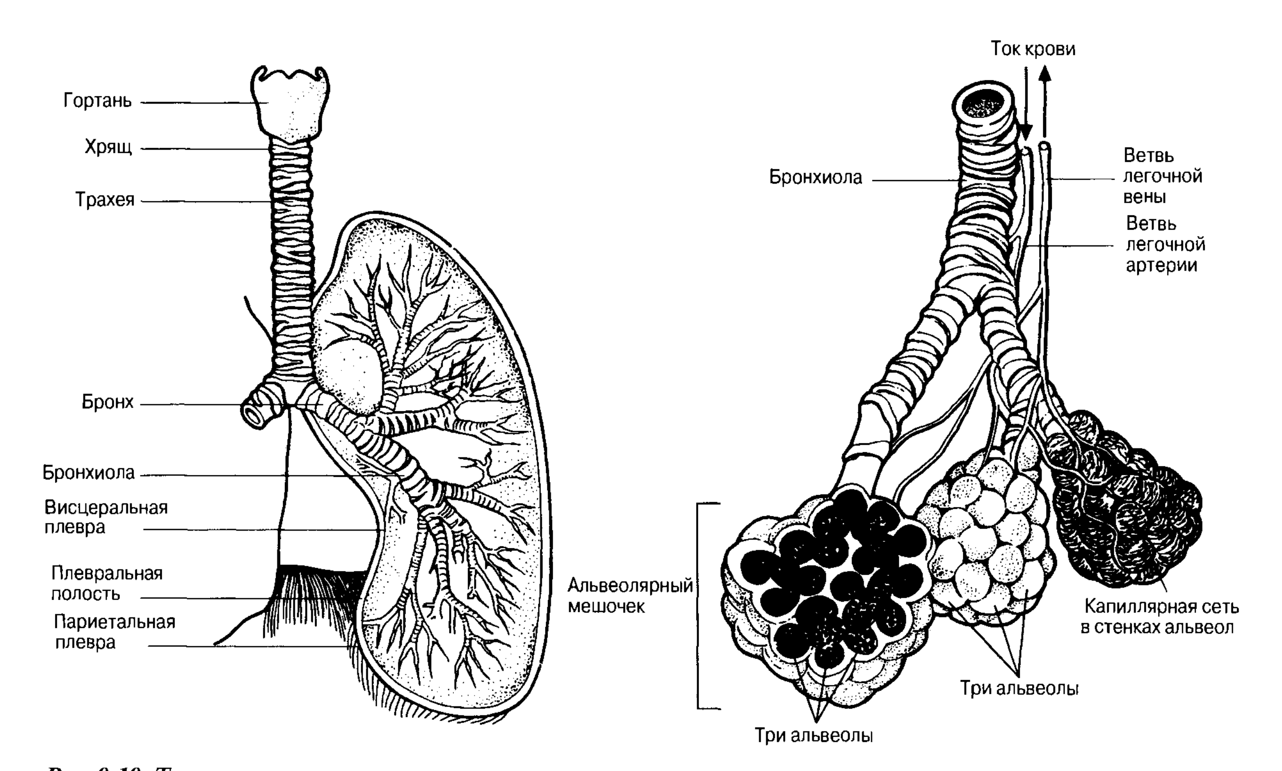


Рис. 9.19. Трахея и легкие человека.

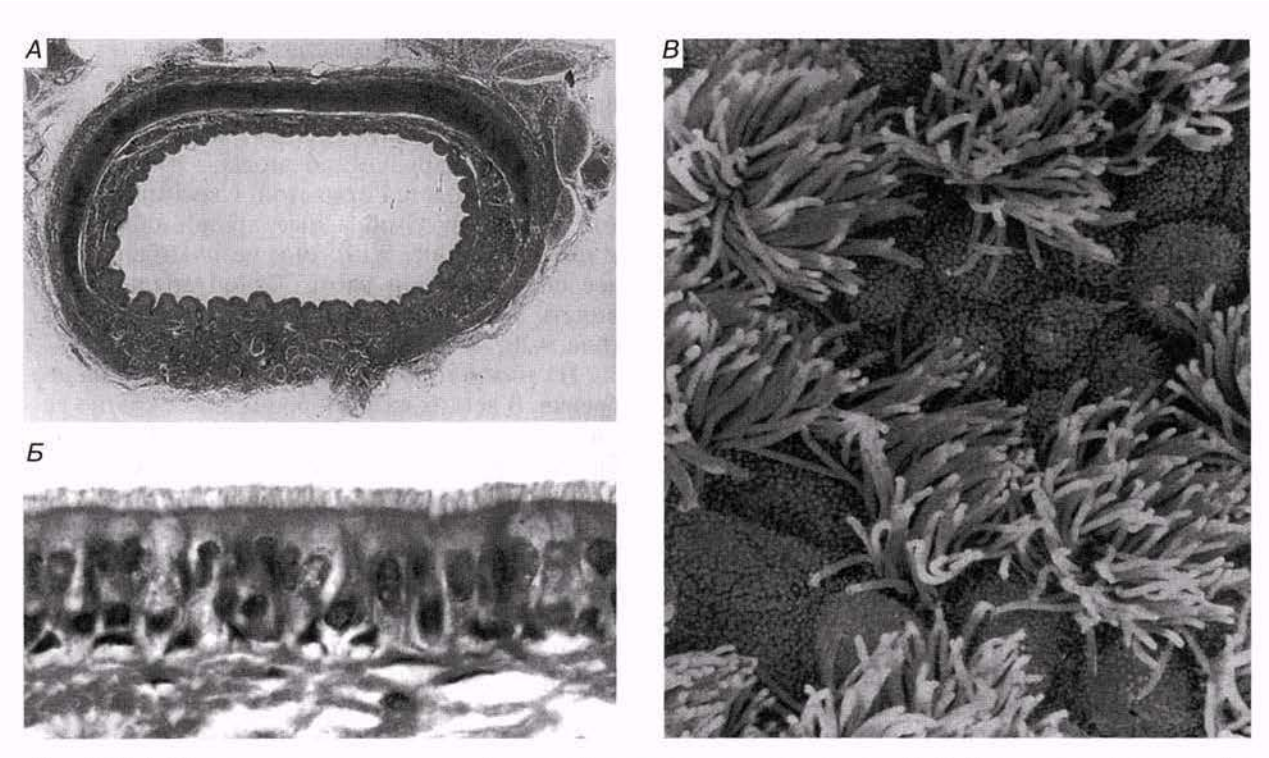
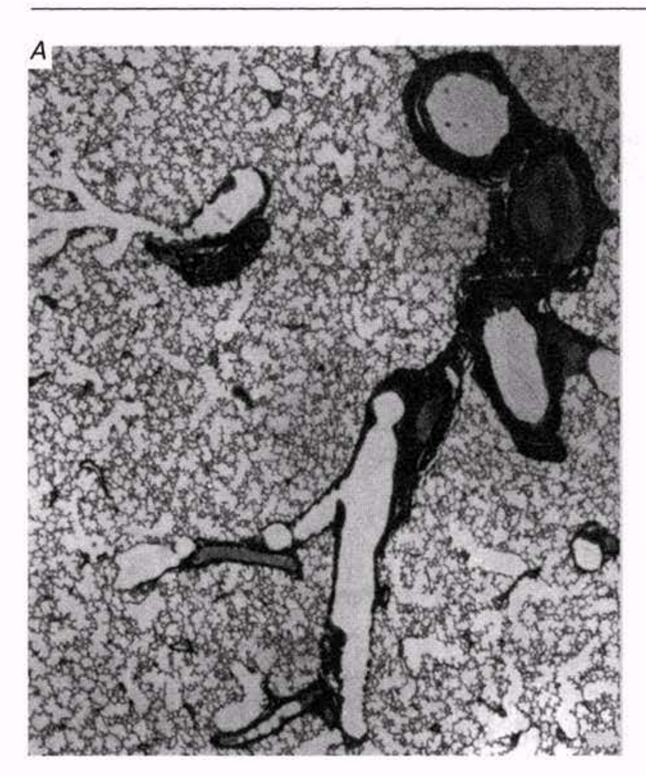


Рис. 9.20. А. Трахея в поперечном разрезе (световой микроскоп, малое увеличение). Б. Мерцательный эпителий с бокаловидными клетками (световой микроскоп, большое увеличение). В. Поверхность мерцательного эпителия (сканирующий электронный микроскоп).

	Хрящ	Мерцательный эпителий с бокаловидными клетками	Гладкая мускулатура	Соединительная ткань с эластичными волокнами и коллагеном
① Трахея	✓	✓	✓	✓
② Два бронха	✓	✓	✓	✓
③ Бронхиолы	Хрящ (постепенно утрачивается)	✓	✓	✓
④ Альвеолярный ход	Хрящ отсутствует	Реснички и бокаловидные клетки отсутствуют;	✓	✓
⑤ Альвеолярный мешочек	Хрящ отсутствует	Реснички и бокаловидные клетки отсутствуют;	✓	✓
⑥ Альвеолы	Хрящ отсутствует	Реснички и бокаловидные клетки отсутствуют; у плоского эпителя на внутренней влажной поверхности сурфактант, а на наружной — сеть капиляров	(✓) Очень мало	✓

Рис. 9.21. Гистологическая характеристика дыхательного пути.



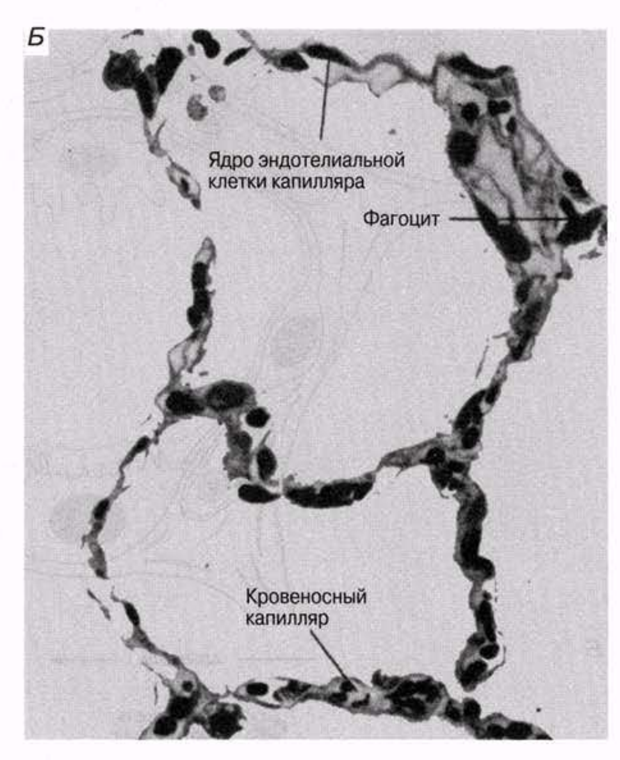


Рис. 9.22. *А. Ткань легкого человека в световом микроскопе при малом увеличении. Б. Альвеолы при большом увеличении.*

лось проскользнуть через каемку волосков, окружающую ноздри, например пылевые частицы и бактерии. Биение ресничек направляет эти уловленные слизью частицы к задней стенке ротовой полости и здесь они проглатываются (так что попасть в воздухоносные пути они более уже никак не могут). Отметим, что посторонние частицы улавливаются здесь не ресничками, а слизью, тогда как в каемке волосков, окружающей ноздри, их задерживают именно волоски. Слизь выполняет и другую функцию: она увлажняет вдыхаемый воздух.

Строение альвеол

Стенки альвеол — это та поверхность, на которой происходит газообмен (рис. 9.22). В легких человека имеется до 700 миллионов альвеол с общей площадью поверхности 70–90 кв. м. Толщина альвеолярной стенки составляет всего лишь около 0,0001 мм (0,1 мкм). Наружная сторона альвеолярной стенки покрыта густой сетью кровеносных капилляров; все они берут начало от легочной артерии и в конце концов объединяются, образуя легочную вену (рис. 9.23 и 9.24). Каждая альвеола выстлана влажным плоским эпителием. Клетки его уплощены (рис. 6.14), что делает еще более тонким барьер, через который диффундируют газы (рис. 9.24). В альвеолярной стенке присутствуют также коллаген и эластические волокна, придающие ей гибкость и позволяющие альвеолам изменять свой объем при вдохе и выдохе.

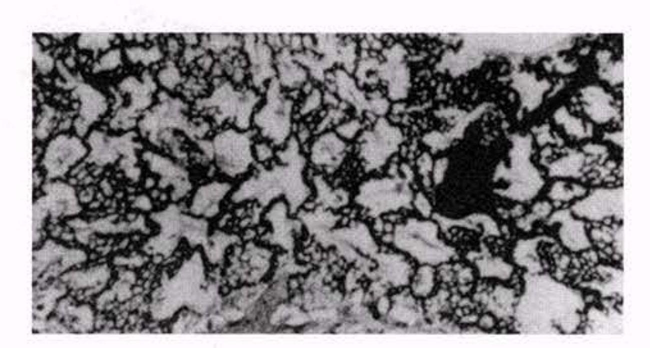


Рис. 9.23. *Легкое человека, в которое введен специальный краситель, чтобы можно было видеть кровеносные сосуды.*

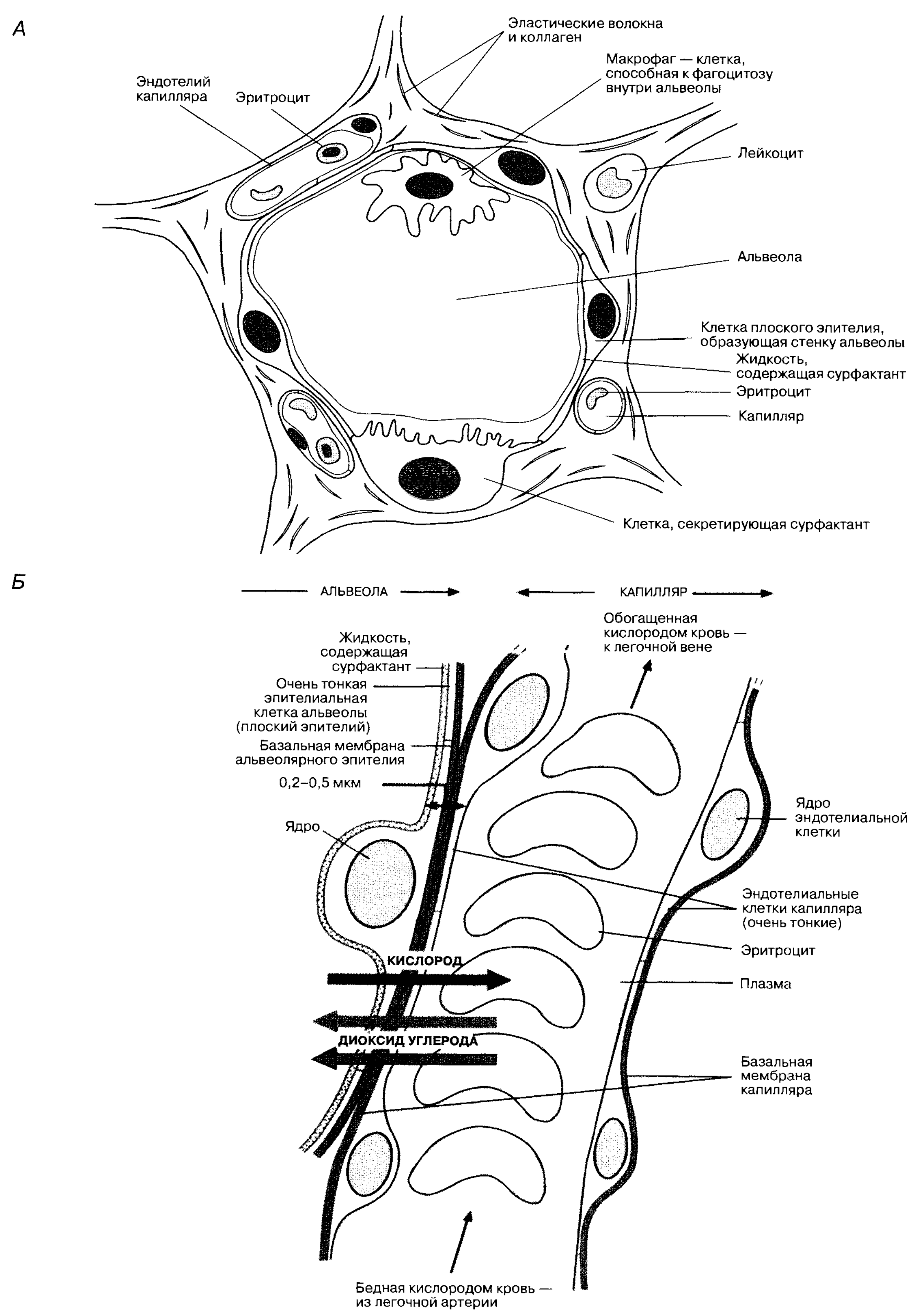


Рис. 9.24. *А. Альвеола в поперечном разрезе. Частично показаны также пять соседних альвеол и различные находящиеся между альвеолами структуры. Б. Связь между альвеолой и капилляром.*

Особые клетки в альвеолярной стенке выделяют на внутреннюю ее поверхность вещество, обладающее свойствами детергента, так называемый **сурфактант**. Это вещество снижает поверхностное натяжение слоя влаги на выстилающем альвеолы эпителии, благодаря чему на расширение легких при вдохе затрачивается меньше усилий. Сурфактант ускоряет также транспорт кислорода и CO_2 через этот слой влаги. Кроме того, он помогает еще и убивать бактерий, которым удалось проникнуть в альвеолы. В здоровых легких сурфактант непрерывно секретируется и реабсорбируется. У плода человека он появляется впервые примерно на 23-й неделе. Это одна из главных причин, из-за которых плод до 24-й недели считается неспособным к самостоятельному существованию. Этим же определяется и срок, ранее которого стимуляция преждевременных родов запрещена законом в Великобритании. Предполагается, что у младенцев, рожденных ранее указанного срока, может отсутствовать сурфактант. Следствием этого явится синдром нарушения дыхания — одна из главных причин смерти недоношенных младенцев. Без сурфактанта поверхностное натяжение жидкости в альвеолах в 10 раз превышает норму и альвеолы после каждого выдоха спадаются. А для того чтобы они вновь расширились при вдохе, требуется затратить значительно больше усилий.

9.5.2. Газообмен в альвеолах

Кислород в альвеолах диффундирует через тонкий барьер, состоящий из эпителия альвеолярной стенки и эндотелия капилляров (рис. 9.24, *Б*). Сначала он поступает в плазму крови и соединяется с гемоглобином эритроцитов, который в результате этого превращается в оксигемоглобин. Углекислый газ (диоксид углерода) диффундирует в обратном направлении — из крови в полость альвеол.

Эффективной диффузии способствуют:

1) большая площадь поверхности альвеол;
2) короткое расстояние, которое требуется преодолеть диффундирующим газам;
3) крутой диффузионный градиент, обеспечиваемый вентиляцией, постоянным притоком крови и участием переносчика кислорода — гемоглобина;
4) присутствие сурфактанта.

> ***9.9.*** *Сколько раз молекула кислорода должна пройти через наружную клеточную мембрану на пути из внутреннего пространства альвеолы к находящемуся в эритроците гемоглобину?*

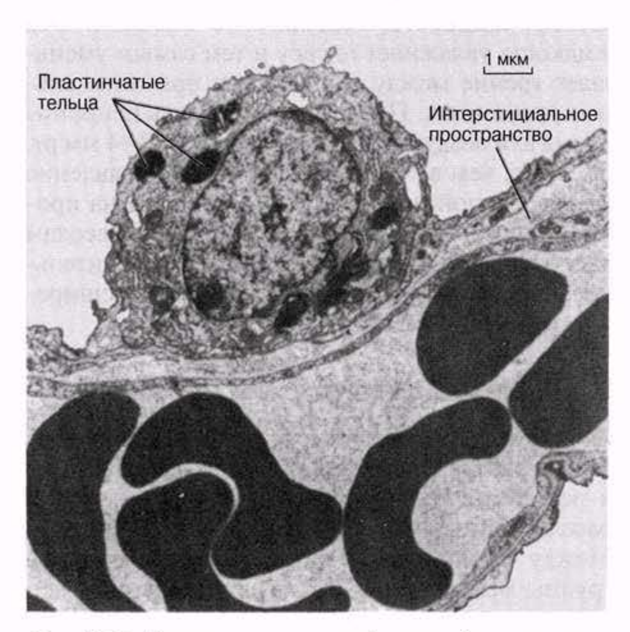


Рис. 9.25. *Электронная микрофотография, на которой виден альвеолярный капилляр легкого собаки в продольном разрезе. Темные пятна в нижней части микрофотографии — эритроциты.*

Диаметр альвеолярных капилляров меньше диаметра эритроцитов и эритроциты протискиваются через них под напором крови. При этом они деформируются (рис. 9.25) и большая доля их поверхности приходит в контакт с поверхностью альвеол, благодаря чему они могут поглотить больше кислорода. Кроме того, эритроциты движутся по капилляру относительно медленно, так что обмен может происходить дольше. Когда кровь покидает альвеолы, парциальное давление кислорода и CO_2 в ней то же, что и в альвеолярном воздухе.

9.5.3. Плевральная полость

Легкие, находящиеся в грудной клетке, отделены от ее стенок плевральной полостью — щеле-

видным пространством, выстланным эластичной прозрачной оболочкой (плеврой). Она защищает легкие, не дает воздуху просачиваться из них в грудную полость и уменьшает трение между легкими и стенками грудной клетки. Внутренний, висцеральный, листок плевры покрывает легкие, а наружный, париетальный (пристеночный), выстилает стенки грудной клетки и диафрагму. Плевральная полость содержит жидкость, выделяемую плеврой. Эта жидкость увлажняет плевру и тем самым уменьшает трение между ее листками при дыхательных движениях. Плевральная полость непроницаема для воздуха и давление в ней на 3–4 мм рт. ст. ниже, чем в легких. Отрицательное давление в плевральной полости поддерживается на протяжении всего вдоха, что позволяет альвеолам расправляться и заполнять любое дополнительное пространство, возникающее при расширении грудной клетки.

9.5.4. Механизм вентиляции (дыхания)

Воздух поступает в легкие и выходит из них благодаря работе межреберных мышц и диафрагмы; в результате их попеременного сокращения и расслабления объем грудной клетки изменяется. Между каждой парой ребер расположены две группы межреберных мышц, направленных под углом друг к другу: наружные — вниз и вперед, а внутренние — вниз и назад (рис. 9.26). Диафрагма состоит из кольцевых и радиальных мышечных волокон, расположенных вокруг центрального сухожильного участка, состоящего из коллагена.

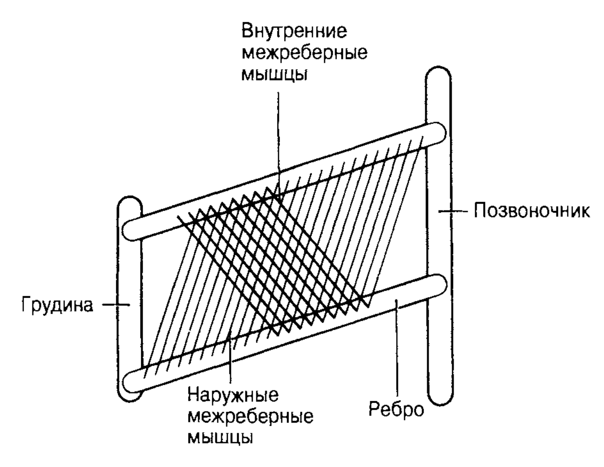


Рис. 9.26. Схема расположения межреберных мышц.

Вдох

Вдох — это активный процесс. Протекает он следующим образом.

1. Наружные межреберные мышцы сокращаются, а внутренние расслабляются.
2. Ребра вследствие этого отходят вперед, удаляясь от позвоночника. (Это легко почувствовать, положив при вдохе руку на грудь.)
3. Одновременно сокращаются мышцы диафрагмы.
4. Диафрагма становится более плоской.
5. Оба эти действия приводят к увеличению объема грудной клетки.

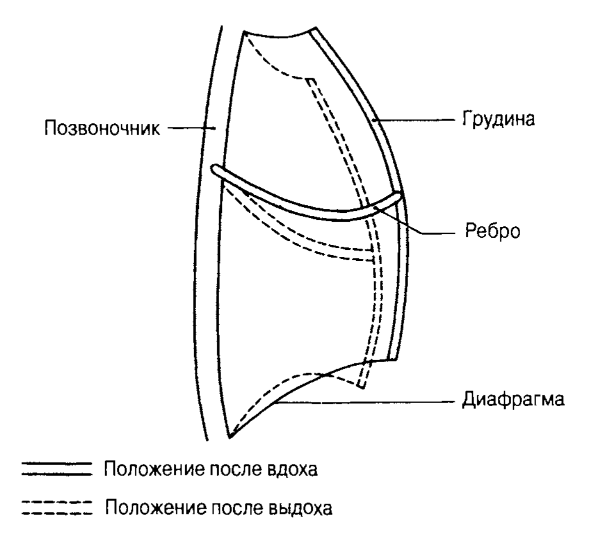


Рис. 9.27. Схематическое изображение грудной клетки, поясняющее, какие движения совершаются при дыхании (вид сбоку; показано только одно ребро).

6. В результате давление в грудной клетке, и, следовательно, в легких, становится ниже атмосферного.
7. Воздух поступает внутрь и заполняет альвеолы до тех пор, пока давление в легких не сравняется с атмосферным (рис. 9.27).

Выдох

Выдох — процесс в обычных условиях в основном пассивный, происходящий в результате эластического сокращения растянутой легочной

ткани, расслабления части дыхательных мышц и опускания грудной клетки под действием силы тяжести.

1. Наружные межреберные мышцы расслабляются, а внутренние — сокращаются. Грудная клетка опускается главным образом под действием собственной тяжести.
2. Одновременно расслабляется диафрагма. Опускающаяся грудная клетка вынуждает ее принять исходную куполообразную форму.
3. Вследствие этого объем грудной клетки уменьшается, и давление в ней становится выше атмосферного.
4. В результате воздух выталкивается из легких.

При физической нагрузке имеет место форсированное дыхание. В действие вводятся дополнительные мышцы и выдох становится более активным процессом, требующим расхода энергии. Внутренние межреберные мышцы сокращаются более энергично и сильнее отводят ребра вниз. Энергично сокращаются и брюшные мышцы, вызывая более активное движение диафрагмы вверх. То же самое происходит при чихании и кашле.

9.5.5. Регуляция дыхания

Обычно человек не замечает, как он дышит, потому что процесс этот регулируется независимо от его воли. В какой-то мере, однако, дыхание можно регулировать сознательно, о чем мы и поговорим ниже.

Непроизвольную регуляцию дыхания осуществляет **дыхательный центр**, находящийся в продолговатом мозге (одном из отделов заднего мозга) (рис. 9.28). Вентральная (нижняя) часть дыхательного центра ответственна за стимуляцию вдоха; ее называют **центром вдоха (инспираторным центром)**. Стимуляция этого центра увеличивает частоту и глубину вдоха. Дорсальная (верхняя) часть и обе латеральные (боковые) тормозят вдох и стимулируют выдох; они носят собирательное название **центра выдоха (экспираторного центра)**. Дыхательный центр связан с межреберными мышцами **межреберными нервами**, а с диафрагмой — **диафрагмальными**. Бронхиальное дерево (совокупность бронхов и бронхиол) иннервируется **блуждающим нервом** (рис. 9.28). Ритмично повторяющиеся нервные импульсы, направляющиеся к диафрагме и межреберным мышцам обеспечивают осуществление вентиляционных движений.

Расширение легких при вдохе стимулирует находящиеся в бронхиальном дереве рецепторы растяжения (проприоцепторы) и они посылают через блуждающий нерв все больше и больше импульсов в экспираторный центр. Это на время подавляет инспираторный центр и вдох. Наружные межреберные мышцы теперь расслабляются, эластично сокращается растянутая легочная ткань — происходит выдох. После выдоха рецепторы растяжения в бронхиальном дереве более уже не подвергаются стимуляции. Поэтому экспираторный центр отключается и вдох может начаться снова. Весь этот цикл непрерывно и ритмично повторяется на протяжении всей жизни организма. Форсированное дыхание осуществляется при участии внутренних межреберных мышц.

Основной ритм дыхания поддерживается дыхательным центром продолговатого мозга, даже если все входящие в него нервы перерезаны. Однако в обычных условиях на этот основной ритм накладываются различные влияния. Главным фактором, регулирующим частоту дыхания, служит не концентрация кислорода в крови, а концентрация CO_2. Когда уровень CO_2 повышается (например, при физической нагрузке), имеющиеся в кровеносной системе **хеморецепторы каротидных** и **аортальных телец** (рис. 9.28) посылают нервные импульсы в инспираторный центр. В самом продолговатом мозге также имеются хеморецепторы. От инспираторного центра через диафрагмальные и межреберные нервы поступают импульсы в диафрагму и наружные межреберные мышцы, что ведет к их более частому сокращению, а следовательно, к увеличению частоты дыхания. Накапливающийся в организме CO_2 может причинить большой вред организму. При соединении CO_2 с водой образуется кислота, способная вызвать денатурацию ферментов и других белков. Поэтому в процессе эволюции у организмов выработалась очень быстрая реакция на любое повышение концентрации CO_2. Если концентрация CO_2 в воздухе увеличивается на 0,25%, то легочная вентиляция удваивается. Чтобы вызвать такой же результат, концентрация кислорода в воздухе должна снизиться с 20% до 5%. Концентрация кислорода тоже влияет на дыхание, однако в обычных условиях кислорода

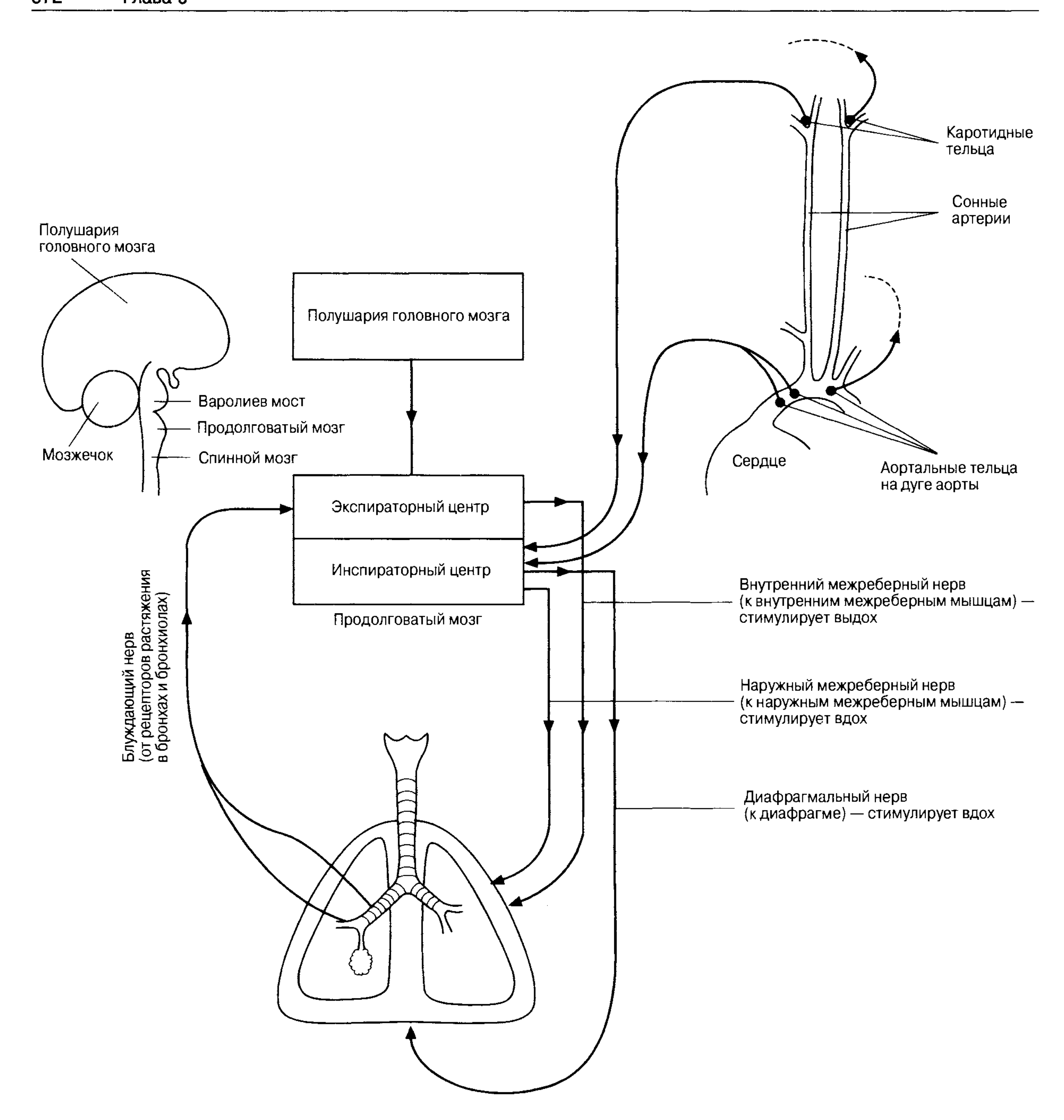


Рис. 9.28. Регуляция дыхания.

всегда бывает достаточно, и потому его влияние относительно невелико. Хеморецепторы, реагирующие на концентрацию кислорода, располагаются в продолговатом мозге, в каротидных и аортальных тельцах, так же, как и рецепторы CO_2.

В известных пределах частота и глубина дыхания могут регулироваться **произвольно**, о чем свидетельствует, например, наша способность «затаить дыхание». К произвольной регуляции дыхания мы прибегаем при форсированном дыхании, при разговоре, пении, чихании и кашле.

В этом случае импульсы, возникающие в полушариях головного мозга, передаются в дыхательный центр, который и выполняет соответствующие действия.

Регуляция вдоха при помощи рецепторов растяжения и хеморецепторов представляет собой пример отрицательной обратной связи. Произвольная активность полушарий головного мозга способна преодолеть действие этого механизма.

9.5.6. Объем легочного воздуха и емкость легких

Легкие молодой взрослой женщины вмешают в среднем около 4 л воздуха, а легкие молодого взрослого мужчины — около 5 л. На рис. 9.29 приведены некоторые показатели, характеризующие работу легких у молодого взрослого мужчины. Для женщин они будут примерно на 20% ниже, что отражает различия в общей массе тела.

1. **Дыхательный объем** — это объем воздуха, обмениваемого за один вдох и выдох. В состоянии покоя человек вдыхает и выдыхает примерно 450 мл воздуха. При максимальной физической нагрузке дыхательный объем составляет около 3 л.
2. Сверх 450 мл человек может вдохнуть еще около 1500 мл. Это так называемый **дополнительный воздух**.
3. После спокойного выдоха он может выдохнуть дополнительно около 1500 мл. Это — **резервный воздух**.
4. Если сделать максимальный вдох, а затем максимальный выдох, то общее количество выдыхаемого воздуха даст величину, называемую **жизненной емкостью легких**.
5. Даже после максимально глубокого выдоха в легких еще остается 1500 мл воздуха. Выдохнуть его не удается; он называется **остаточным воздухом**.

При вдохе из 450 мл вдыхаемого атмосферного воздуха в альвеолы попадает лишь около 300 мл, а приблизительно 150 мл остается в воздухоносных путях и в газообмене не участвует. При выдохе, который следует за вдохом, этот воздух выводится наружу неизмененным, не отличающимся по своему составу от атмосферного воздуха. Его называют поэтому **воздухом мертвого пространства**. Воздух, достигающий альвеол, смешивается здесь с 3000 мл уже находящегося в них воздуха. Вновь поступившая порция невелика по сравнению с объемом, к которому она добавляется; поэтому полное обновление всего находящегося в легких воздуха — по необходимости медленный процесс. Это медленный обмен между атмосферным и альвеолярным воздухом сказывается на альвеолярном воздухе столь мало, что его состав остается практически постоянным (13,8% кислорода, 5,5% CO_2 и 80,7% азота).

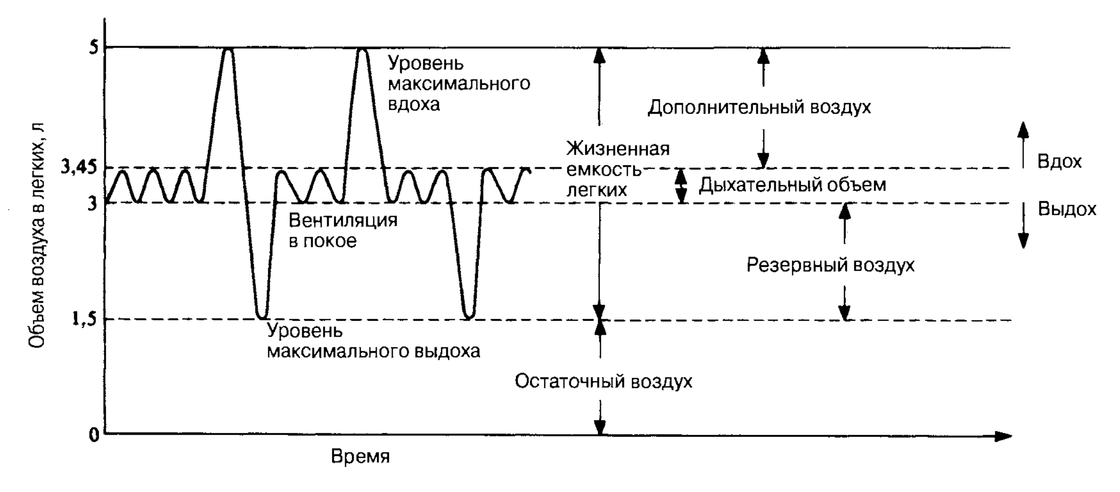


Рис. 9.29. Соотношение объемов воздуха, находящегося в легких (запись показаний спирометра). Спирограмму принято давать, как это сделано здесь, т. е. в перевернутом виде. На самом деле писчик кимографа при вдохе идет вниз (воздух из внутреннего сосуда выходит и сосуд опускается) а при выдохе — вверх (воздух поступает во внутренний сосуд и сосуд поднимается).

Таблица 9.4. Сравнение состава вдыхаемого, альвеолярного и выдыхаемого воздуха (в объемных процентах)

Газ	*Во вдыхаемом воздухе*	*В альвеолярном воздухе*	*В выдыхаемом воздухе*
Кислород	20,95	13,8	16,4
Диоксид углерода	0,04	5,5	4,0
Азот	79,01	80,7	79,6

Интересно сравнить состав альвеолярного воздуха с составом вдыхаемого и выдыхаемого воздуха (табл. 9.4). Из таблицы видно, что одну пятую часть поступающего кислорода организм удерживает для своих нужд, тогда как выдыхаемое количество CO_2 в 100 раз больше того количества, которое поступает в организм при вдохе. В тесный контакт с кровью вступает альвеолярный воздух. По сравнению с вдыхаемым воздухом он содержит меньше кислорода и больше CO_2.

9.5.7. Измерение дыхания при помощи спирометра

В школах, лабораториях и больницах объем воздуха, поступающего в легкие и выходящего из них, обычно измеряют спирометром. Он состоит из сосуда с водой и помещенного в него вверх дном другого сосуда емкостью не менее 6 л с находящимся в нем воздухом. От этого второго сосуда отходят две трубки. Они соединены с мундштуком, который испытуемый во время измерения берет в рот. Мундштук снабжен клапаном, так что, когда испытуемый дышит, воздух входит в него по одной трубке и выходит по другой. Для поглощения выделяющегося при выдохе CO_2 в прибор помещают натронную известь. (Постепенное возрастание концентрации CO_2 в спирометре было бы опасным.) Для заполнения спирометра можно использовать и кислородные смеси («медицинский кислород»). Когда испытуемый дышит, воздух в его легких и в спирометре составляет единую замкнутую систему.

Внутренний сосуд уравновешен, и когда воздух входит в него (если испытуемый делает выдох) или выходит из него (при вдохе), он соответственно поднимается или опускается. Писчик **кимографа** записывает на медленно вращающемся барабане все эти движения (рис. 9.29).

К спирометру прилагается подробная инструкция по работе с прибором и мы ее здесь обсуждать не будем. Важно, однако, уметь анализировать записи прибора и отдавать себе отчет в том, какую информацию можно из них извлечь.

Спирометр дает возможность определить интенсивность метаболизма, дыхательный коэффициент, дыхательный объем, частоту дыхания и потребление кислорода.

Под частотой дыхания понимают число циклов дыхательных движений в минуту. Легочную вентиляцию (ЛВ) определяют, умножая это число на дыхательный объем:

ЛВ = Частота дыхания × Дыхательный объем

Если, например, частота дыхания составляет 15/мин, а дыхательный объем 400 мл, то ЛВ = 15 × 400 мл = 6000 мл/мин (т. е. за 1 мин между организмом испытуемого и средой обменивается 6 л воздуха).

***9.10.** Почему альвеолярная вентиляция меньше легочной?*

Ниже приведены некоторые типичные величины:

Частота дыхания в покое — 15 циклов в минуту

Частота дыхания после максимальной нагрузки — 40–50 циклов в минуту

ЛВ в покое — 6,75 л в минуту

ЛВ после максимальной нагрузки (дыхательный объем 3 л в минуту × частота дыхания 45 циклов в минуту) — 135 л в минуту

Потребление кислорода в покое: 0,25–0,4 л в минуту

Потребление кислорода после максимальной нагрузки — 3,6 л в минуту (у бегуна на марафонской дистанции — до 5,1 л в минуту)

Измерение интенсивности метаболизма

Поскольку почти любой вид метаболической активности организма непосредственно связан с дыханием, то, измеряя дыхание, мы получаем возможность довольно точно судить об интенсивности метаболизма. Ее можно вычислить, определяя потребление кислорода. В спирометре внутренний сосуд по мере поглощения кисло-

рода организмом испытуемого постепенно опускается (напомним, что CO_2 улавливается натронной известью, т. е. выводится из обращения). Это опускание и служит мерой поглощения кислорода за данный период времени (см. вопрос 9.16, разд. 9.5.9).

> ***9.11.*** *Ознакомьтесь с рис. 9.30. Нетрудно заметить, что чем меньше животное, тем выше у него интенсивность метаболизма. В чем причина этого?*
>
> ***9.12.*** *Как можно сравнить интенсивность метаболизма у животных, различающихся по своим размерам?*

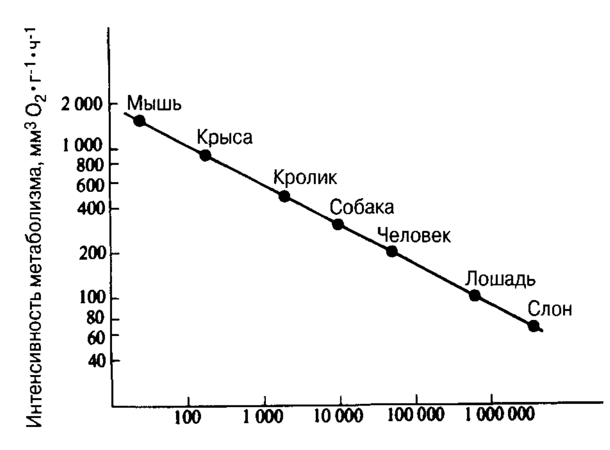


Рис. 9.30. Интенсивность метаболизма в расчете на 1 г массы тела (логарифмическая шкала).

9.5.8. Основной обмен

Основным обменом (основным метаболизмом) называют минимальный уровень обмена веществ и энергетических затрат, необходимых только для поддержания жизни во время полного покоя или сна. Для определения основного обмена необходимо, чтобы человек в течение 12–18 ч находится в состоянии физического и психического покоя и не принимал никакой пищи. Это гарантирует, что к моменту измерения желудочно-кишечный тракт испытуемого будет пуст. Величина основного обмена зависит от возраста, пола, массы тела и состояния здоровья индивидуума, а также коррелирует с отношением поверхности тела к его объему.

9.5.9. Дыхательный коэффициент (ДК)

Рассмотрим следующее уравнение:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{Энергия}$$

Из этого уравнения видно, что объем диоксида углерода, образовавшегося за данное время при окислении углевода в процессе дыхания, равен объему потребленного за то же время кислорода. (Напомним, что моль любого газа при данных условиях температуры и давления занимает один и тот же объем). Отношение $CO_2 : O_2$ называется **дыхательным коэффициентом**. Для углеводов дыхательный коэффициент равен 1, т. е.

$$\text{ДК} = \frac{\text{Объем выделенного } CO_2}{\text{Объем поглощенного } O_2} \quad \text{(из прямого наблюдения)}$$

или

$$\text{ДК} = \frac{\text{Число молей или молекул выделенного } CO_2}{\text{Число молей или молекул поглощенного} O_2}$$

(из уравнений)

Таким образом, из приведенного выше уравнения

$$\text{ДК} = \frac{CO_2}{O_2} = \frac{6}{6} = 1$$

> ***9.13.*** *Окисление жира трипальмитина в процессе дыхания описывается следующим уравнением:*
>
> $$2C_{51}H_{98}O_6 + 145O_2 \longrightarrow 102CO_2 + 98H_2O$$
>
> *Чему равен ДК для трипальмитина?*
>
> ***9.14.*** *Чему равен ДК при окислении глюкозы в анаэробных условиях до этанола и CO_2?*

Изучение дыхательных коэффициентов дает ценные сведения о природе дыхательных субстратов и о типах метаболизма (табл. 9.5).

Таблица 9.5. Дыхательные коэффициенты для различных субстратов

ДК	*Субстрат*	
>1,0	Углеводы, если происходит также анаэробное дыхание	
1,0	Углеводы	
0,9	Белки	
0,7	Жир, например трипальмитин	
0,5	Жир при наличии синтеза углеводов	Диоксид углерода, образующийся при дыхании, используется для других нужд и поэтому из организма не выделяется
0,3	Углевод при наличии синтеза органических кислот	

9.15. *Почему ДК у человека колеблется обычно в пределах от 0,7 до 1,0?*

9.16. *Из спирограммы, приведенной на рис. 9.31, определите:*

а) частоту дыхания;
б) дыхательный объем;
в) легочную вентиляцию;
г) потребление кислорода.

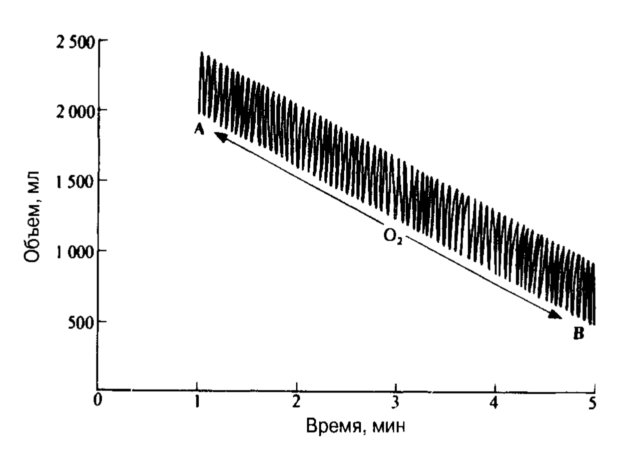


Рис. 9.31. *Спирограмма человека, находящегося в состоянии покоя.*

Опыт 9.2. Измерение потребления кислорода у мелких наземных беспозвоночных, например у мокриц, при помощи респирометра

Поглощение кислорода беспозвоночными регистрируется в этом опыте манометром. Используемый прибор изображен на рис. 9.32. Он называется **респирометром** (не путайте со спирометром).

При дыхании кислород поглощается, а CO_2 выделяется, поэтому для поглощения CO_2 в прибор помещают натронную известь. Таким путем изучают влияние температуры на поглощение кислорода. Температура воздуха, в котором находятся исследуемые организмы, поддерживается в течение опыта на заданном уровне при помощи водяной бани.

Материалы и оборудование

Манометр
Манометрическая жидкость
Шприц на 1 мл
2 пробирки
2 куска цинковой сетки (размеры определяются диаметром пробирок)
Стеклянные бусы (или любой другой не поглощающий материал, занимающий тот же объем, что и исследуемые организмы)
Зажимы и штативы
Водяная баня
Термометр
Таймер
Миллиметровая бумага
Мелкие беспозвоночные, например мокрицы или личинки мясной мухи
Натронная известь

Методика

1. Заполните манометр до половины манометрической жидкостью и к одному из его колен через трехходовой кран присоедините шприц на 1 мл.
2. Поместите в обе пробирки равные по объему количества натронной извести, а поверх нее — цинковую сетку.
3. В одну из пробирок («опыт») поместите несколько мокриц или личинок мясной мухи, а в другую («контроль») — равное по объему количество стеклянных бус. Животные не должны соприкасаться с натронной известью; цинковая сетка должна вполне надежно отделять их от нее.
4. Присоедините манометр к двум пробиркам, как показано на рис. 9.32, и поставьте трехходовой кран и винтовой зажим в такое положение, чтобы манометр сообщался с атмосферным воздухом.
5. Укрепите прибор так, чтобы пробирки находились в водяной бане с температурой 20°C, и оставьте его при этой температуре с открытыми кранами не менее, чем на 15 мин.
6. Закройте трехходовой кран и винтовой зажим, отметьте уровень манометрической жидкости и включите отсчет времени.
7. Через одинаковые промежутки времени отмечайте по шкале показания манометра.
8. По окончании опыта снова откройте трехходовой кран и винтовой зажим.

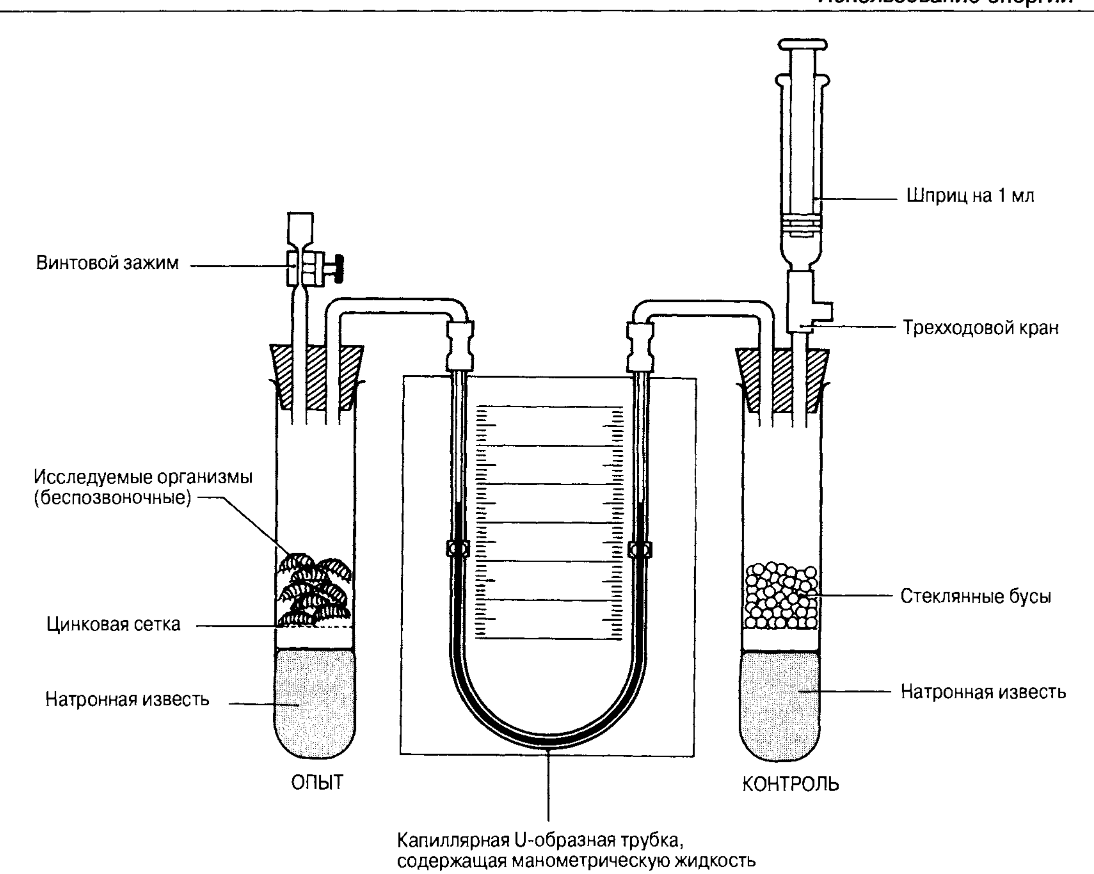


Рис. 9.32. Прибор, используемый для измерения потребления кислорода у мелких наземных беспозвоночных.

9. Постройте график изменения уровня манометрической жидкости в зависимости от времени.
10. Вычислите скорость поглощения кислорода.
11. Повторите тот же опыт несколько раз при различных температурах, например при 20, 25, 30,35 и 40 °С.
12. Постройте график зависимости потребления кислорода от температуры.

Примечания

1. В качестве манометрической жидкости можно использовать подкрашенную воду, масло или ртуть. Чем меньше плотность жидкости, тем больше смещение уровня ее мениска в манометре.
2. Смещение уровня мениска определяют по шкале. Для этого U-образную трубку манометра укрепляют на доске, на которую наклеена полоска бумаги со шкалой. Можно наклеить шкалу и на одно из колен манометра.
3. Прежде чем вести отсчет, следует проверить герметичность прибора. Для этого в прибор с помощью шприца нагнетают воздух, чтобы вызвать смещение уровня манометрической жидкости. После этого закрывают трехходовой кран, отключая таким образом манометр от атмосферного воздуха. Если прибор герметичен, то разность уровней манометрической жидкости в двух коленах не должна уменьшаться.

9.6. Газообмен у цветковых растений

Растения расходуют на единицу массы меньше энергии, чем животные, поскольку интенсивность метаболизма у них ниже. Поэтому им не

требуется и столь же интенсивный газообмен, как у более сложно организованных животных, — достаточно воздуха, диффундирующего по межклетникам. Какие-либо специализированные вентиляционные механизмы у растений отсутствуют. У цветковых растений газообмен осуществляется путем диффузии через **устьица** на листьях и на зеленых стеблях, а также через **чечевички** и трещины в коре на одревесневших стеблях. Листья тонкие и площадь поверхности у них велика, о чем уже говорилось в гл. 7 (рис. 7.5), поэтому газообмен идет главным образом через них. В листьях двудольных эффективную диффузию обеспечивает губчатый мезофилл с его крупными межклетниками. Довольно крупные заполненные воздухом полости примыкают также к устьицам (рис. 7.5). Поскольку работа всей этой системы зависит от диффузии, ясно, что диффундировать из растения во внешнюю среду тем же путем может и вода. Здесь кроется известная опасность — при чрезмерной потере воды растения завядают. Даже небольшой водный дефицит может затормозить рост растения (а значит, и снизить урожай, если речь идет о культурных растениях). У растений имеются защитные механизмы, позволяющие им закрывать устьица, если воды не хватает. В этом участвуют гормоны растений, в частности абсцизовая кислота.

Внутри растения распространение кислорода определяется диффузионными градиентами в воздухоносных межклетниках. По этим путям кислород достигает клеток и растворяется во влаге, покрывающей клеточные стенки. Отсюда он диффундирует уже внутрь клеток. CO_2 движется по растению тем же путем, но в обратном направлении.

Осложняет ситуацию фотосинтез. В хлоропластах в качестве побочного продукта этого процесса образуется кислород. Этот кислород может здесь же использоваться для дыхания митохондриями, содержащимися в тех же клетках. Сходным образом обстоит дело и с CO_2, образующимся при дыхании: хлоропласты могут использовать его для фотосинтеза.

> ***9.17.*** *а) Перечислите (в виде таблицы) основные различия между фотосинтезом и аэробным дыханием. б) Укажите общие черты фотосинтеза и аэробного дыхания (в том числе и биохимические)*

9.7. Болезни органов дыхания

9.7.1. Непосредственное влияние курения на легочную вентиляцию и газообмен

Курение оказывает разнообразное влияние на дыхание и газообмен. Здесь мы отметим его краткосрочные эффекты, а возможные отдаленные последствия рассмотрим в разд. 9.7.2–9.7.5.

1. Никотин вызывает сужение мелких бронхиол, вследствие чего возрастает сопротивление току воздуха в воздухоносных путях.
2. Никотин парализует работу ресничек, удаляющих из воздухоносных путей пылевые частицы и бактерии. Накопление постороннего материала затрудняет прохождение воздуха по этим путям.
3. Дым действует как раздражитель; в результате бокаловидные клетки эпителия секретируют больше слизи, что также увеличивает сопротивление току воздуха.

9.7.2. Бронхиальная астма

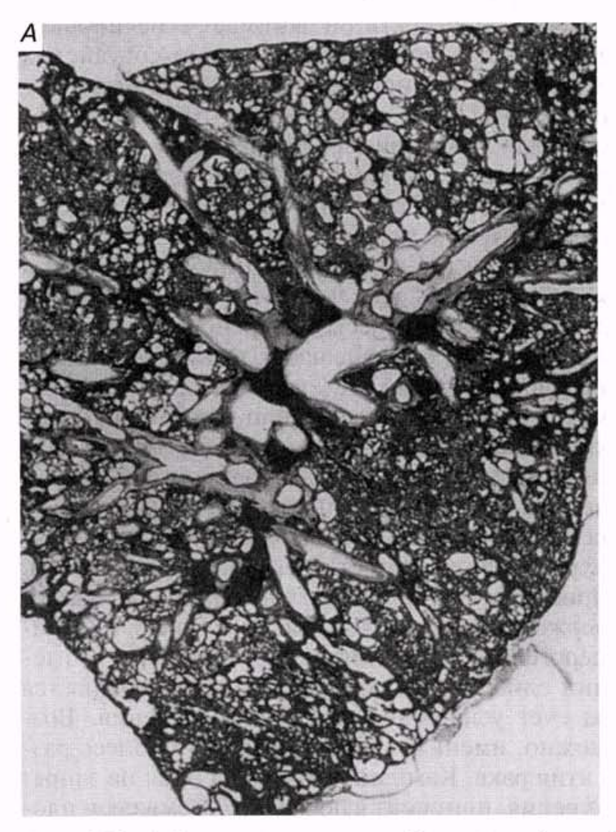
При астме затруднение дыхания вызывается спазмой гладкой мускулатуры в стенках бронхиол. Из-за сокращения мышц просвет бронхиол сужается, а иногда даже закрывается полностью. Выдох затруднен при этом больше, чем вдох, потому что давление выходящего из легких воздуха еще сильнее сдавливает трубки. Во время астматиического приступа дыхание сопровождается характерным свистящим звуком или хрипом, особенно сильным при выдохе. Еще один неприятный симптом — избыточное накопление мокроты, густой и с трудом отделяющейся при откашливании. Она скапливается в бронхиолах и еще больше затрудняет дыхание. В мокроте могут размножаться попавшие в нее бактерии, и тогда астма осложняется бронхитом. Затрудняет дыхание при астме также и отек слизистой оболочки бронхов.

В основе астмы лежит повышенная чувствительность организма к различным, для здоровых людей обычно безвредным, веществам — аллергенам. Наиболее часто астму вызывают такие аллергены, как цветочная пыльца, бытовая пыль (в которой могут присутствовать, например, мельчайшие клещи или споры плесневых грибов), какие-либо компоненты пищи или перо, которым набиты подушки. Спровоцировать приступ мо-

жет и эмоциональное расстройство. Приступы астмы могут возникать также в связи с охлаждением, физическим напряжением или как результат курения. Весьма тревожное явление — растущая частота астмы у детей в городах — связано, как полагают, со все более усиливающимся загрязнением городского воздуха выхлопами автомобилей. В выхлопных газах присутствуют некоторые вещества, способные вызывать приступы астмы, поэтому в индустриальных странах законодательство на этот счет в последнее время ужесточается. Однако астма — это сложная проблема, и требуются новые исследования, чтобы установить, кто больше всех подвержен риску и почему. Известную пользу при лечении астмы могут принести противовоспалительные средства.

9.7.3. Эмфизема легких

Эмфизема легких связана с постепенным разрушением тонких стенок альвеол. В результате в легких увеличивается заполняемое воздухом пространство (рис. 9.33), а площадь поверхности, на которой происходит газообмен, соответственно сокращается. Больной начинает при этом все больше и больше задыхаться. В тяжелых случаях даже ходьба по комнате оказывается для него уже непосильной. Прикованный к креслу, он часто бывает не в состоянии поднять руку без того, чтобы не задохнуться. Легочная ткань у таких больных утрачивает свою эластичность. Выдох поэтому затруднен и значительная часть воздуха остается при выдохе в легких. Это легко продемонстрировать, измерив объем форсированного выдоха — максимальное количество воздуха, которое можно выдохнуть в единицу времени (обычно за 1 с) после максимального вдоха. (У больных бронхиальной астмой этот объем тоже сокращен.) Дыхание в значительной мере утрачивает свой непроизвольный характер — больной должен помнить о нем и прилагать усилия, чтобы дышать. Отмечается также воспалительный процесс и сужение мелких бронхиол.



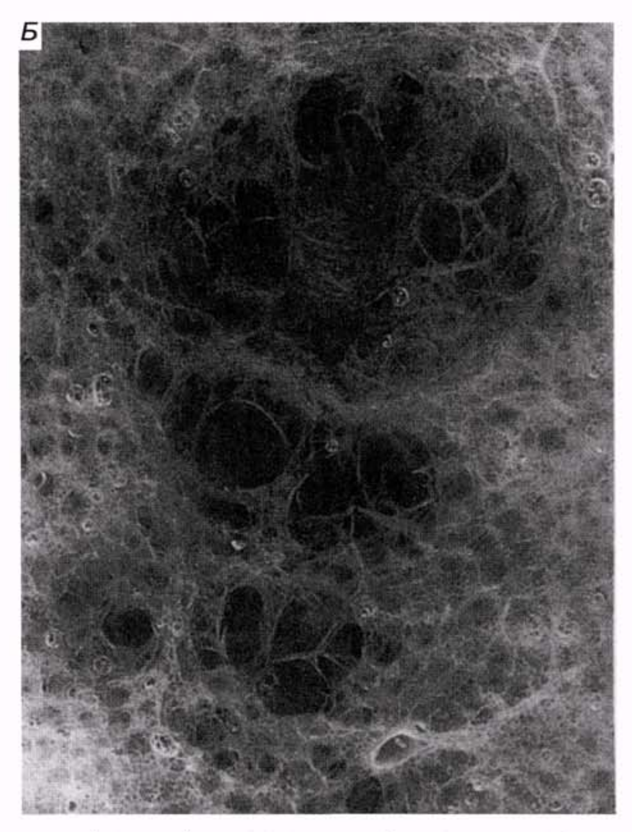


Рис. 9.33. А. Легкое человека, страдающего эмфиземой легких. Альвеол здесь меньше, чем обычно, а заполненного воздухом пространства больше (ср. с рис. 9.22). Б. Та же ткань при сильном увеличении.

Главная причина эмфиземы легких — длительное раздражение, вызываемое в легких сигаретным дымом, загрязняющими атмосферу веществами или пылевыми частицами. Вред причиняют как химические, так и физические факторы. Например, вещества, содержащиеся в сигаретном дыме, нарушают нормальное соотношение между распадом и восстановлением эластичной ткани. Они ингибируют ферменты, предотвращающие распад эластичной ткани в стенках альвеол, и подавляют репарационные процессы. Лейкоциты в легких в ответ на усиливающийся стресс секретируют протеолитические ферменты, которые в свою очередь также участвуют в разрушении стенок альвеол. Способствует повреждению стенок альвеол и такой физический фактор, как резкий кашель, вызванный бронхитом (см. ниже).

В Великобритании эмфизема легких очень распространена. Ею страдает 1 человек из 100, причем мужчин она поражает в 10 раз чаще, чем женщин.

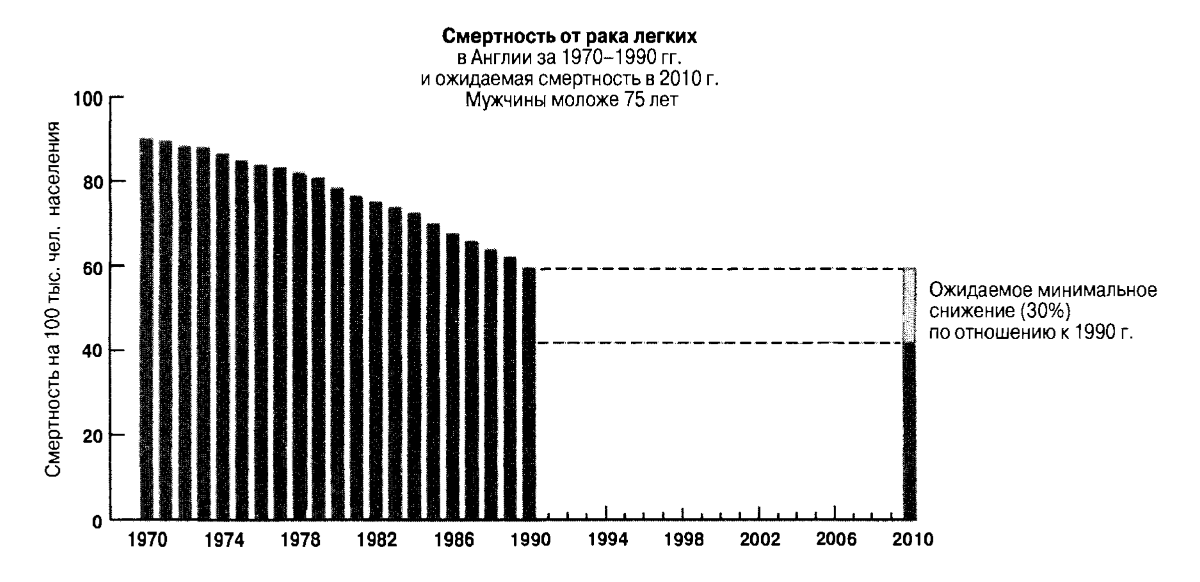
9.7.4. Бронхит

Бронхит — воспалительное заболевание бронхов с преимущественным поражением слизистой оболочки. Различают острую и хроническую его формы. **Хронический бронхит** развивается постепенно и длится долго. **Острый бронхит** характеризуется бурным развитием и сравнительно быстро заканчивается, обычно в течение нескольких суток. По большей части острым бронхитом сопровождаются простудные заболевания.

Хронический бронхит представляет собой более серьезную проблему. Это заболевание широко распространено. Великобритания занимает первое место в мире по смертности от хронического бронхита (1 человек на 2000 за год; всего около 30 000 человек в год). Число больных составляет около 1 млн., причем мужчин среди них в 3 раза больше, чем женщин. Смертность от бронхита среди курильщиков в 6 раз выше. Бронхит часто сопровождается эмфиземой легких, в особенности на поздних стадиях. Так же, как и эмфизема, он по большей части связан с курением и в меньшей степени — с загрязнением воздуха. Для него также характерно ощущение затрудненного дыхания из-за сокращения газообмена. Смолы, присутствующие в сигаретном дыме, в первую очередь ответственны за воспаление слизистой оболочки бронхов. Один из симптомов бронхита — усиленное выделение слизи бокаловидными клетками эпителия в ответ на раздражение. У курящих парализуются или гибнут реснички, которые гонят по бронхам слизь. Главным симптомом оказывается поэтому кашель, при котором отделяется избыток мокроты, становящейся со временем густой и зеленовато-желтой. По мере того как болезнь прогрессирует, кашель усиливается и дыхание становится все более затрудненным. Чем больше нарушаются функции органов дыхания, тем большей оказывается и вероятность появления на этом фоне других заболеваний, в частности пневмонии.

9.7.5. Рак легких

В Великобритании наиболее распространенная форма рака у мужчин — это рак легких (у женщин — рак молочной железы). Среди основных причин смертности он занимает в Великобритании третье место после сердечно-сосудистых заболеваний и инсульта (рис. 9.34). В восьмидесятые годы XX в. смертность от рака легких составляла здесь примерно 1 на 18 (5–6%). Рак вызывается неконтролируемым делением клеток, которые перестают реагировать на поступающие к ним нормальные сигналы. В результате возникает недифференцированная масса клеток (**опухоль**; рис. 9.35). Иногда клетки отделяются от этой массы и переносятся (кровью или лимфой) в другие части тела, где они дают начало вторичным опухолям. Рак легких возникает изначально, как правило, в эпителии бронхиол в виде так называемой бронхиальной карциномы и затем отсюда распространяется в легкие. Причиной его почти всегда является курение (99,7% умирающих от рака легких — курильщики). Ответственны за это смолы, присутствующие в сигаретном дыме. В них содержатся компоненты, вызывающие рак («канцерогены»). Под влиянием раздражения эпителий слизистой дыхательных путей утолщается за счет усиленного клеточного деления. Возможно, именно это и «запускает» процесс развития рака. Кампания, направленная на запрет курения, приносит в последнее время свои плоды: смертность от рака легких постепенно снижается (рис. 9.34).



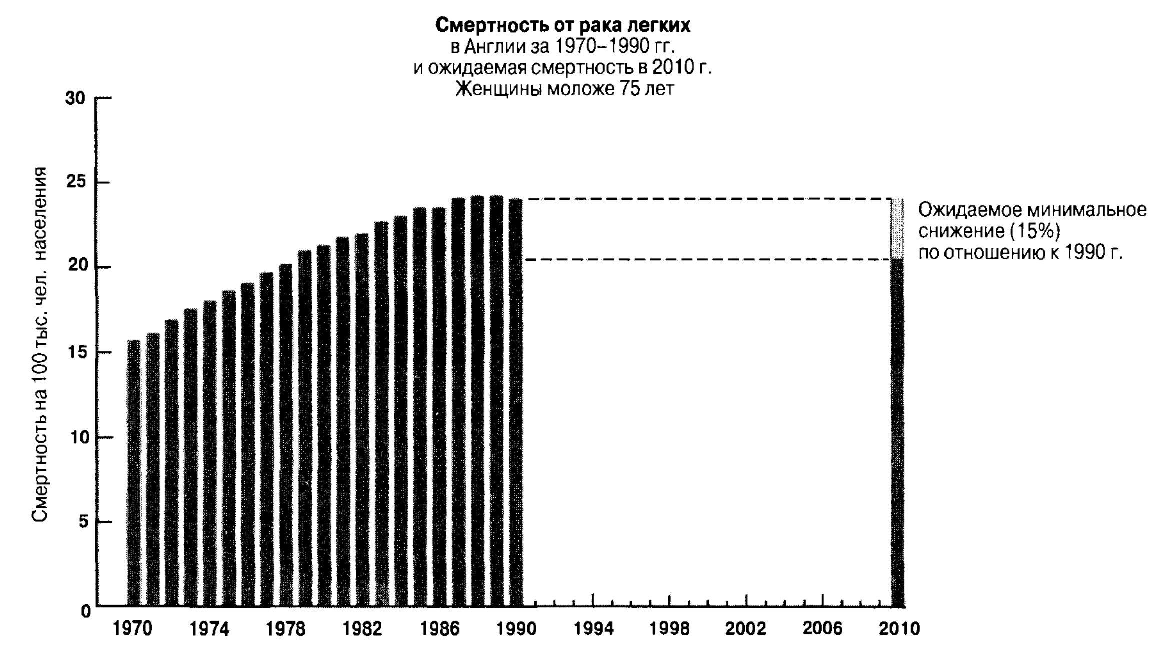


Рис. 9.34. Смертность от рака легких.

9.7.6. Влияние возраста на работу дыхательной системы

С возрастом эффективность работы дыхательной системы постепенно снижается. Эластичная ткань частично утрачивается, а грудная клетка растягивается теперь с трудом. В результате снижается такой показатель, как жизненная емкость легких (максимальный объем воздуха, который можно выдохнуть после максимального вдоха).

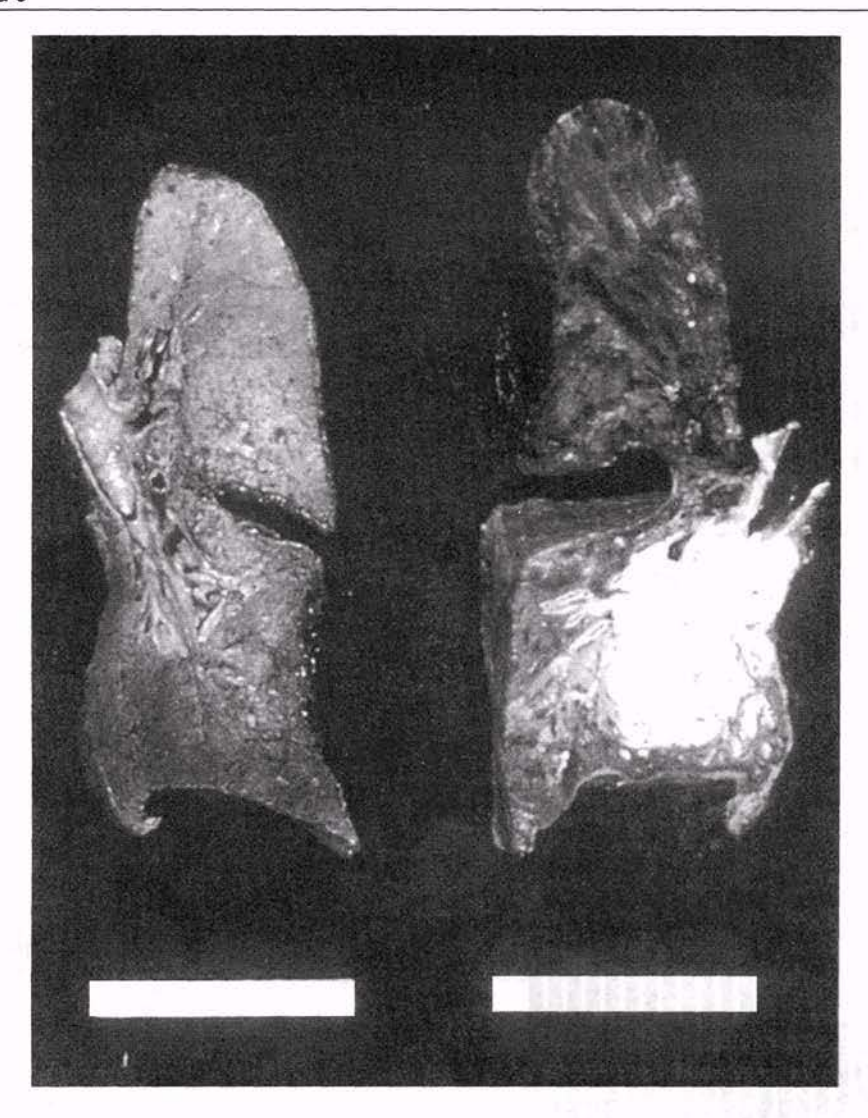


Рис. 9.35. Слева — здоровое легкое; справа — легкое пораженное раком (белое пятно внизу — раковая опухоль).

К 70-ти годам жизненная емкость легких может уменьшиться на 35%. Сказывается возраст практически на всей работе дыхательной системы: слабеет, в частности, биение ресничек эпителия и не так активно выполняют свою защитную функцию лейкоциты. Все это делает дыхательную систему более уязвимой, повышая вероятность таких заболеваний, как пневмония, бронхит и эмфизема легких.

10

ОРГАНИЗМЫ И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА

Экология — это наука о взаимосвязях живых организмов друг с другом и с их неживым, или физическим, окружением. Экологические исследования создают научную основу сельского, лесного и рыбного хозяйства; они позволяют предсказывать, предотвращать и устранять последствия загрязнения окружающей среды; помогают оценить возможные результаты крупномасштабных изменений ландшафта, например при постройке плотин или проведении каналов; наконец, они дают возможность рационально организовать охрану природных объектов.

Связь экологии с другими областями биологии обобщена на рис. 10.1; из рисунка видно, что живые организмы можно изучать на разных уровнях организации. Экологии соответствует правая часть этой схемы и охватывает индивидуальные организмы, популяции и сообщества. Экологи называют эти объекты **биотическим компонентом** экосистем, или просто **биотой**. **Экосистема** включает в себя также неживой, или **абиотический компонент**, состоящий из вещества и энергии. Термины «популяция», «сообщество» и «экосистема» имеют в экологии точные определения, которые даны на рис. 10.1. Совокупность экосистем планеты образует ее **биосферу**, или **экосферу**, объединяющую все ор-

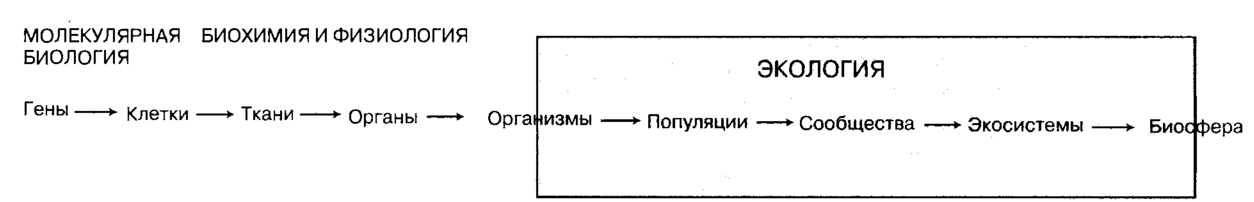


Рис. 10.1. Уровни организации живого от генов до экосистем. Вся планета Земля представляет собой единую экосистему. Океаны, леса, степи и т. д. представляют собой более мелкие экосистемы, связанные между собой потоком энергии и обменом веществами в общепланетарную биосферу. ***Популяция*** *— это группа организмов одного вида, обитающих на ограниченной территории и обычно в той или иной степени изолированных от сходных групп.* ***Сообщество*** *— любая группа организмов, принадлежащих к разным видам и сосуществующих в одном местообитании или определенной местности; все эти организмы связаны между собой пищевыми и пространственными взаимодействиями.* ***Экосистема*** *представляет собой взаимодействующие как единое целое сообщество и окружающую его физическую среду.*

ганизмы и физическую среду, с которой они взаимодействуют. Таким образом, океаны, поверхность суши, нижний слой атмосферы — все это части биосферы.

10.1. Подходы в экологии

Отличительная черта экологии — холистический подход, придающий большее значение целому, а не его составным частям. Эколог в идеале должен учитывать сразу все факторы, взаимодействующие в данном месте. Конечно, это невозможно, поэтому на практике большинство ученых в своих исследованиях отдают предпочтение одному из перечисленных ниже «неидеальных» подходов.

1. *Экосистемный подход.* При таком подходе в центре внимания эколога оказывается **обмен энергией и веществами** между биотическим и абиотическим компонентами экосистемы. Делается упор на функциональные связи организмов между собой (например, пищевые цепи) и с их физическим окружением. Видовой состав биоты и судьба составляющих ее отдельных таксонов при этом отодвигаются на второй план.
2. *Синэкологический подход*, или изучение сообществ, ставит во главу угла биотический компонент экосистемы. Важными объектами при таком исследовании становятся **сукцессия** и **климаксные сообщества** (разд. 10.6).
3. *Популяционный (аутэкологический) подход* использует в настоящее время главным образом математические методы при изучении закономерностей роста, сохранения или сокращения численности популяций отдельных видов. Он дает научную основу для понимания «вспышек» численности, например сельскохозяйственных вредителей или патогенных микробов, а также помогает определить критическую численность особей, необходимую для выживания редкого вида. Традиционная аутэкология исследует взаимоотношения какого-либо конкретного вида с окружающей средой. Она пытается связать особенности его морфологии, поведения, пищевых предпочтений и т. п. с типами местообитаний, распределением и эволюционной историей.
4. *Экотопный подход.* **Экотоп**, или местообитание, — объект, ограниченный в пространстве. Под ним понимают ту часть биосферы, с которой тесно взаимодействуют организм, популяция, сообщество или экосистема (разд. 10.5). Любое местообитание неоднородно и может быть подразделено на **микроместообитания** с условиями, отличными от усредненных (например, под корой дерева или на его листьях). Этот подход удобен для изучения отдельных факторов среды, тесно связанных с растениями и животными, в частности состава почвы, влажности, освещенности.
5. *Эволюционный (исторический) подход.* Изучая изменения экосистем, сообществ, популяций и местообитаний во времени, мы можем понять причины этих изменений, что создает основу для более или менее достоверных прогнозов на будущее. **Эволюционная экология** занимается изменениями, происходящими в геологических временных масштабах. Ее интересует, скажем, влияние таких событий, как образование горных хребтов, на формирование и распространение видов и таксонов. Она может ответить, например, на вопрос, почему кенгуру водятся только в Австралии или почему в дождевых тропических лесах встречается такое разнообразие видов. Она помогает понять, какие факторы привели к образованию и вымиранию того или иного вида, а на более детальном уровне — объяснить происхождение тех или иных особенностей морфологии вида или репродуктивной стратегии. **Палеоэкология** применяет знания, накопленные при изучении современных экосистем, к ископаемым организмам. Она пытается реконструировать экосистемы прошлого и, в частности, понять, как функционировали экосистемы и сообщества до вмешательства человека. **Историческая экология** занимается антропогенными изменениями в экосистемах, т. е. влиянием на экосистемы развивающихся технологий и культуры людей. Осознание того, что человек — это основной фактор, оказывающий разрушительное воздействие на окружающую среду, жизненно необходимо для ее охраны. При этом, особенно в плане экономического обоснования тех или иных природо-

охранных стратегий, очень важно различать собственно антропогенные и естественные процессы в биосфере. Например, является ли подкисление вод и почвы чисто природным явлением или это целиком и полностью обусловлено промышленным загрязнением атмосферы и, следовательно, преодолимо путем вмешательства в технологию производства.

Перечисленные экологические подходы взаимосвязаны и не разделены четкими границами. Однако их полезно различать с методологической точки зрения. В этой главе невозможно уделить одинаковое внимание всем подходам. Мы сосредоточимся в основном на трех первых, т. е. на экосистемах, сообществах и популяциях.

10.2. Экосистемы

10.2.1. Определения и основные понятия

Экосистема состоит из **биотического** и **абиотического компонентов**. Организмы, составляющие биотический компонент, в целом называют **сообществом**.

Основные особенности экосистем

1. **Живые (биотические) и неживые (абиотические) компоненты тесно взаимосвязаны.** Эти компоненты влияют друг на друга и в равной степени важны для экосистемы.
2. **Экосистемы можно изучать на разных уровнях организации.** Например, вы можете применить одни и те же принципы к:

луже → пруду → озеру → морю → океану → планете.

Вы можете также изучать экосистемы в различные временные периоды. Для лужи лучше всего подходит период в несколько часов или суток, тогда как экологические процессы в озере могут в полной мере проявиться только на протяжении многих лет.

3. **Для сохранения и процветания экосистемы необходимы все ее организмы и все компоненты физической среды**. Тенденция системы сохранять устойчивость — равновесие между всеми ее частями — называется **гомеостазом** (саморегуляцией). Это равновесие то и дело нарушается внешними воздействиями. Слабые нарушения обычно устраняются механизмами **отрицательной обратной связи**, ведущими к восстановлению исходного состояния. Сильные вмешательства не могут компенсироваться путем саморегуляции, и система переходит в новое состояние, которое постепенно становится равновесным и вырабатывает свои механизмы саморегуляции. Фактически одна система сменяется другой, иногда совсем не похожей на прежнюю. Такие изменения не обязательно означают деградацию. Например, в ходе экологической сукцессии на голом грунте из занесенных ветром семян может сначала развиться кустарник, который позднее сменится лесом (разд. 10.6.1). Существует, однако, слишком много примеров, когда антропогенное вмешательство приводило к неожиданным и даже катастрофическим побочным эффектам, к числу которых относится и массовое размножение вредителей в упрощенных агроэкосистемах. Кроме того, изменения не всегда заметны сразу. Например, только недавно была прослежена связь между продуктами сгорания топлива и кислотной деградацией озер и лесов (разд. 10.8.1).

10.2.2. Общая структура экосистем

Обобщенная схема наземной и водной экосистем приведена на рис. 10.2. Самое удивительное, что, несмотря на различия в абиотических условиях и в видовом составе биоты, структура этих экосистем схожа. Биотический компонент всех экосистем для удобства можно разделить на автотрофов и гетеротрофов. Существование гетеротрофов полностью зависит от автотрофов. Этот момент очень важен для понимания **пищевых цепей** и **пищевых сетей**, а также потоков вещества и энергии в экосистемах (разд. 10.3 и 10.4).

Неживой, или абиотический, компонент включает почву, воду и климат. Почва и вода представляют собой смесь органических и неорганических веществ. Физические и химические свойства почвы зависят от материнской породы, которая ее подстилает и из которой она частично образуется. Сходным образом качество воды и ее соленость зависят от подстилающей ложе реки породы, донных осадков, а также от горных пород и почвы окружающей территории. В понятие климата входят такие параметры, как освещенность, температура, влажность, ветер, атмосфер-



	Суша	*Вода*
Продуценты	Деревья, травы	Фитопланктон
Консументы первого порядка	Мелкие животные, например полевая мышь, белка, гусеница	Зоопланктон
Консументы второго порядка (верховные хищники)	Хищная птица	Крупная рыба
Детритофаги	Почвенные беспозвоночные	Донные беспозвоночные
Редуценты	Бактерии и грибы	Бактерии и грибы

Рис. 10.2. *Упрощенное схематическое сравнение наземной и водной экосистем (см. также разд. 10.3.2). (С изменениями из: E. P. Odum (1975) Ecology, 2nd ed., Holt, Rinehart, Wilson.)*

ные осадки в виде снега и дождя. Все перечисленные факторы определяют таксономический состав биоты и преобладание в ней тех или иных организмов.

Однако главное в экосистемном подходе — изучение функциональных взаимосвязей между организмами и их абиотическим окружением. Эта взаимосвязь обеспечивается **потоком энергии** и **биогеохимическими циклами** (круговоротами биогенных элементов).

10.2.3. Поток энергии и биогеохимические циклы

Энергию можно определить как способность совершать работу, а организмы представить в виде машин, требующих энергии для своей работы, т. е. жизнедеятельности. Источником энергии для функционирования практически всех экосистем является — Солнце[1]. Энергия солнечного излучения улавливается фотоавтотрофами в процессе

[1] Результаты исследования океанических глубин неожиданно показали, что жизнь около фумарол (выходов горячих газов) подводных вулканов довольно богата и разнообразна. Там обнаружены неизвестные прежде виды. Поскольку солнечный свет в глубины океанов не проникает, биота там обычно бедна и основой ее питания служит детрит (органические остатки), опускающийся сюда из верхних освещенных слоев воды, где идет фотосинтез. Однако не исключено, что вблизи фумарол главным источником органики являются хемоавтотрофные бактерии, которые вместо солнечной энергии используют сероводород, выделяемый вулканами. Эти микроорганизмы служат пищей для своеобразных червей (погонофор) и моллюсков.

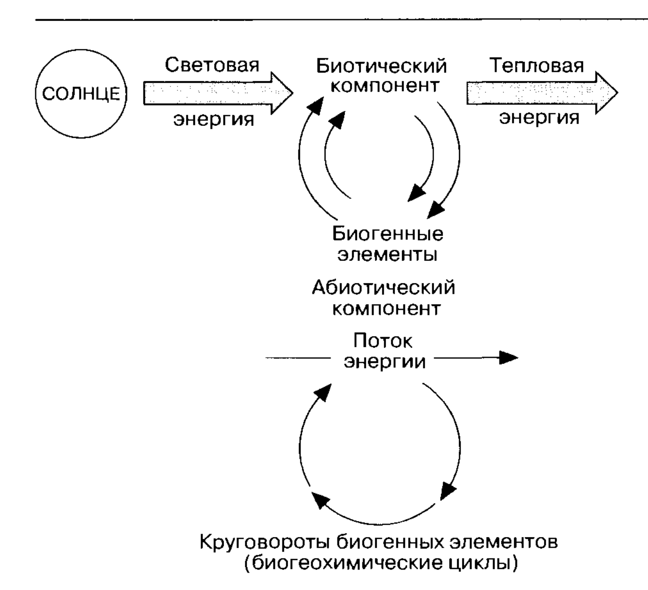


Рис. 10.3. Схема потока энергии и круговорота биогенных элементов (биогеохимических циклов) в экосистеме.

фотосинтеза и преобразуется в химическую энергию, которая запасается в органических молекулах. Запас этих молекул служит источником энергии для всех других организмов экосистемы.

Химические элементы, входящие в состав биоты, прямо или косвенно извлекаются ею из абиотической части экосистемы (почвы, воды, воздуха) и возвращаются в нее же при разложении конечных продуктов метаболизма и мертвых остатков. Разложение осуществляют в основном грибы и бактерии, которые в ходе этого процесса получают необходимые им вещества и энергию. Таким образом, в экосистеме происходит непрерывный круговорот биогенных элементов с участием живых организмов. Поскольку в этот круговорот вовлечена и абиотическая среда, говорят о **биогеохимических циклах**.

Солнечная энергия запускает эти циклы не только посредством фотосинтеза. Она определяет климат, а следовательно, и погоду: температуру воздуха и поверхности земли, скорость и направление ветра, испарение, атмосферные осадки. Эти факторы в свою очередь определяют скорость эрозии и выветривания, т. е. разрушения горных пород до водорастворимых веществ, доступных растениям. Итак, в конечном счете от Солнца зависит и минеральное питание растений.

Химические элементы в экосистеме совершают круговорот, т. е. неоднократно используются организмами, а получаемая экосистемой энергия непрерывно утрачивается, превращаясь в непригодную для использования биотой форму, главным образом в тепло. Следовательно, для сохранения равновесия необходимо регулярное поступление энергии извне. В этом заключается принципиальная разница между энергией и биогенными элементами: энергия *протекает* через экосистему «насквозь», а биогенные элементы совершают *внутренние циклы*. Это иллюстрирует рис. 10.3.

10.3. Экосистемы и поток энергии

Изучая поток энергии в экосистеме, т. е. ее энергетику, пользуются соответствующими физическими единицами. В системе СИ количество энергии измеряют в джоулях (Дж), но до сих пор часто употребляются калории. Определение этих единиц дано в табл. 10.1, где приводится также их запас в некоторых пищевых продуктах и организмах (их энергоемкость, или калорийность), а также суточные потребности в энергии трех групп животных (их энергозатраты).

10.1. *Почему энергоемкость в табл. 10.1 приведена для сухой, а не для сырой (свежей) массы?*

10.2. *Объясните огромные различия в суточных энергозатратах человека и мелких теплокровных позвоночных (на единицу живой массы), исходя из особенностей их строения.*

Таблица 10.1. Единицы энергии и энергоемкость некоторых организмов и веществ

Единицы энергии		
Калория (кал)	—	Количество теплоты (энергии), необходимое для повышения температуры 1 г воды на 1°С (с 14,5 до 15,5 °С)
Килокалория (ккал)		= 1000 кал
Джоуль (Дж)	—	10^7 эрг: 1 эрг — количество работы, совершаемой силой 1 ньютон (Н) на расстоянии 1 м; 981 эрг — количество работы, совершаемое при подъеме массы 1 г на высоту 1 см (на уровне моря)
Килоджоуль (кДж)		= 1000 Дж

[1 Дж = 0,239 кал; 1 кал = 4,186 Дж]

Таблица 10.1. Продолжение

Энергоемкость (средние или приблизительные величины)	
	Дж/г сухой массы
Углеводы	16,7
Белки	20,9
Липиды	38,5
Наземные растения	18,8
Водоросли	20,5
Беспозвоночные	12,6
(Без насекомых)	22,6
Позвоночные	23.4

(Различия между этими группами организмов частично обусловлены неодинаковым содержанием в них минеральных веществ)

Суточная потребность в энергии	
	кДж/кг живой массы
Человек	167 (примерно 12 500 кДж/сут для взрослого массой 70 кг)
Небольшая птица или зверек	4186
Насекомое	2093

На основе данных табл. 3.1 из Odum E. P. (1971) *Fundamentals of Ecology*, 3rd. ed. Saunders.

10.3.1. Солнце как источник энергии

Итак, Солнце — практически единственный исходный источник энергии для экосистем. Из того количества солнечной энергии, которое достигает Земли, примерно 40% сразу же отражается облаками, пылью в атмосфере и поверхностью планеты, не давая никакого эффекта. Еще 15% поглощается и превращается в тепловую энергию атмосферой, главным образом озоном в стратосфере и парами воды. Озоновый экран поглощает практически все коротковолновые ультрафиолетовые лучи, что очень важно, поскольку они вредны для живого. Оставшиеся 45% энергии «эффективно» достигают поверхности Земли. В среднем это соответствует примерно $5 \cdot 10^6$ кДж м$^{-2}$ год$^{-1}$, но в каждом конкретном месте количество получаемой энергии зависит от географической широты, климата и ориентации участка относительно сторон горизонта (экспозиции). Лишь менее половины падающих на планету лучей относятся к видимой части спектра, т. е. к **фотосинтетически активной радиации (ФАР)**. Однако даже при оптимальных условиях только около 5% поступающей солнечной энергии (10% ФАР) используется в процессе фотосинтеза и запасается в **валовой первичной продукции (ВПП)**. Более типичная доля для хороших условий — 1% общей получаемой Землей радиации (2% ФАР), а в среднем по биосфере — 0,2% ее суммарного количества. **Чистая первичная продукция (ЧПП)**, т. е. прирост органической массы в ходе фотосинтеза после вычета расходов автотрофов на собственное дыхание, варьирует от 50 до 80% ВПП (разд. 10.3.5).

Итак, в среднем на планете фиксируется в органических веществах лишь 0,1% падающей на нее солнечной энергии. Наземные экосистемы, занимающие 30% площади Земли, улавливают половину этого количества. В пересчете на их короткий вегетационный период для зерновых культур характерны максимальные величины ВПП и ЧПП, но при нормальных полевых условиях устойчивого подъема интенсивности фотосинтетической фиксации выше определенного предела достичь не удается.

10.3.2. Перенос энергии: пищевые цепи и трофические уровни

Органические молекулы, синтезированные автотрофами, служат источником питания (вещества и энергии) для гетеротрофных животных. Этих животных в свою очередь поедают другие животные и таким путем происходит перенос энергии через ряд организмов, где каждый последующий питается предыдущим. Такая последовательность называется **пищевой цепью**, а каждое звено цепи соответствует определенному **трофическому уровню** (от греч. trophØ — еда). Первый трофический уровень всегда составляют автотрофы, называемые **продуцентами** (от лат. producere — производить). Второй уровень — это растительноядные (фитофаги[1]), которых называют **консументами** (от лат. consumo — «пожираю») **первого порядка;** третий уровень (допустим, хищники) — **консументы второго порядка** и т. д.

В экосистеме обычно бывает 4—5 трофических уровней и редко больше 6. Частично это обусловлено тем, что на каждом из уровней часть

[1] По гречески phyt n значит «растение», поэтому, строго говоря, называть фитофагами (растительноядными) тех, кто питается водорослями или цианобактериями, некорректно, но такая терминология применяется традиционно вместо более точных понятий «автотрофофаги» или «продуцентофаги» — *Прим. перев.*

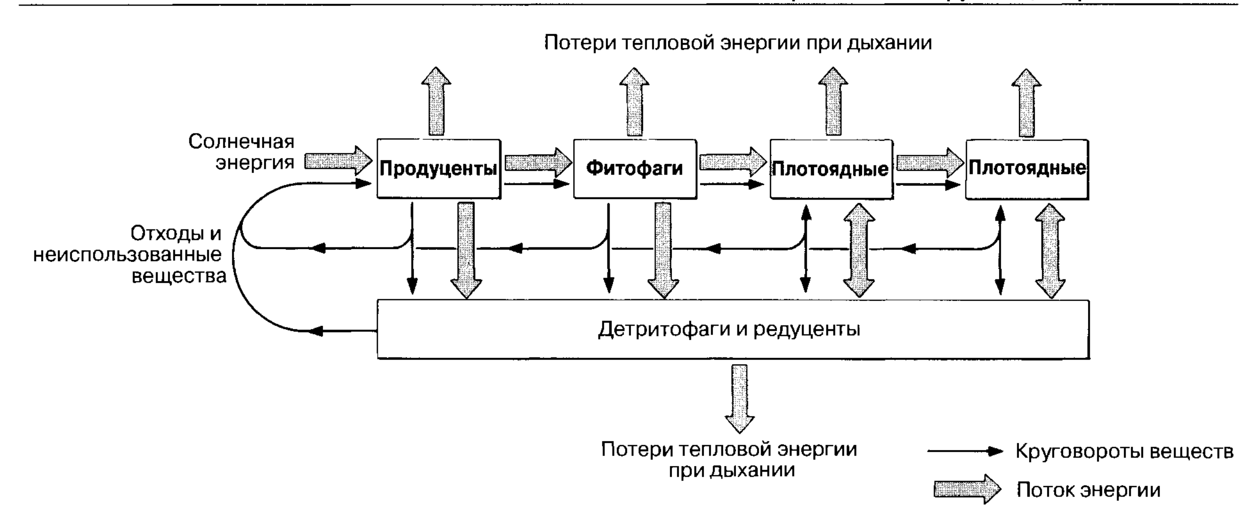


Рис. 10.4. *Поток энергии и круговорот веществ в типичной пищевой цепи. Обратите внимание, что между хищниками и детритофагами, а также редуцентами, возможен двусторонний обмен: детритофаги питаются мертвыми хищниками, а хищники в ряде случаев поедают живых детритофагов и редуцентов. Фитофаги — консументы первого порядка; плотоядные — консументы второго, третьего и т. д. порядков.*

вещества и энергии теряется (неполное поедание пищи, дыхание консументов, «естественная» гибель организмов и т. п.); такие потери отражены на рис. 10.4 и 10.10 и подробнее обсуждаются в разд. 10.3.5. Однако, судя по результатам недавних исследований, длина пищевых цепей ограничивается и другими факторами. Возможно, существенную роль играют доступность предпочитаемой пищи и территориальное поведение, снижающее плотность расселения организмов, а, значит, и численность консументов высших порядков в конкретном местообитании.

По существующим оценкам, в некоторых экосистемах до 80% первичной продукции не потребляется фитофагами. Мертвый же растительный материал становится добычей организмов, питающихся детритом (детритофагов) или редуцентов (деструкторов). В таком случае говорят о **детритных пищевых цепях**. Детритные пищевые цепи преобладают, например, в дождевых тропических лесах.

Продуценты

Практически все продуценты — фотоавтотрофы, т. е. зеленые растения, водоросли и некоторые прокариоты, например цианобактерии (раньше их называли сине-зелеными водорослями). Роль хемоавтотрофов в масштабах биосферы пренебрежимо мала. Микроскопические водоросли и цианобактерии, составляющие **фитопланктон**, являются главными продуцентами водных экосистем. Напротив, на первом трофическом уровне наземных экосистем преобладают крупные растения, например деревья в лесах, травы в саваннах, степях, на полях и т. д.

Консументы первого порядка

К консументам первого порядка относятся гетеротрофы, поедающие продуцентов, т. е. **растительноядные животные**, или **фитофаги**. Некоторые консументы первого порядка не поедают растения, а паразитируют на них. Наиболее наглядно это проявляется в случае таких паразитов, как тли, некоторые грибы и гетеротрофные растения, например не содержащая хлорофилла заразиха (*Orobanche*). Провести границу между продуцентами и консументами не всегда легко: скажем, кустарник-полупаразит омела поселяется на деревьях и сосет их соки, однако параллельно в его собственных зеленых листьях протекает фотосинтез.

На суше основные фитофаги — насекомые, рептилии, птицы и млекопитающие. В пресной и морской воде это обычно мелкие ракообразные (дафнии, морские желуди, личинки крабов и т. д.) и двустворчатые моллюски; большинство их — фильтраторы, отцеживающие продуцентов, как описано в разд. 8.2.1. Вместе с простейшими многие из них входят в состав **зоопланктона** — совокупности микроскопических дрейфующих гетеротрофов, которые питаются фито-

планктоном. Жизнь океанов и озер почти полностью зависит от планктонных организмов, составляющих фактически начало всех пищевых цепей в этих экосистемах.

Консументы второго, третьего и последующих порядков

Консументы второго порядка едят фитофагов, т. е. являются плотоядными организмами. Консументы третьего порядка и консументы более высоких порядков также являются плотоядными.

Этих консументов можно разделить на несколько экологических групп:

1) **хищники:** ловят и убивают своих жертв;
2) **падальщики:** кормятся только начавшими разлагаться трупами;
3) **паразиты:** питаются тканями или соками хозяев, не убивая их, по крайней мере сразу же.

Вот два примера основанной на фотосинтезе пищевой цепи:

Растение (листья) → Слизень → Лягушка → Уж → → Горностай

Растение (флоэмный сок) → Тля → Божья коровка → → Паук → Скворец → Ястреб

Обычно размеры хищников с переходом на следующий трофический уровень возрастают, а их численность снижается. В паразитных пищевых цепях картина противоположная: консументы постепенно мельчают и становятся более многочисленными.

10.3. *Приведите примеры пищевых цепей для хорошо известных вам крупных местообитаний, например моря, озера, леса, луга и т. п.*

Редуценты и детритофаги (детритные пищевые цепи)

Погибая, животное или растение становится источником энергии и биогенных элементов для детритофагов, пищей для которых служат также продукты жизнедеятельности других видов. Организмы, питающиеся таким **мертвым органическим веществом (МОВ)**, называют **редуцентами** и **детритофагами**. Для экосистемы в целом понятие «отходы» не существует: с помощью редуцентов все химические элементы в идеале реутилизируются.

Типичные редуценты относятся к микроорганизмам — это главным образом грибы и бактерии. Они выделяют на окружающую органику пищеварительные ферменты и затем всасывают продукты такого наружного переваривания. **Детритофаги** заглатывают мелкие съедобные частицы. Так питаются многие мелкие беспозвоночные в воде и на суше, например дождевые черви в почве, черви трубочники в эстуариях, мокрицы, а также очень мелкие животные, например ногохвостки и панцирные клещи. Методы выделения и изучения некоторых из них описаны в разд. 11.2.

Детритофагов могут поедать плотоядные формы, их в свою очередь — консументы следующего порядка и т. д. Такая пищевая цепь называется **детритной** в отличие от **пастбищной пищевой цепи**, в которой начальным звеном служат автотрофы. Два типичных примера детритной пищевой цепи леса следующие:

Листовой опад → Дождевой червь (*Lumbricus* spp.) → → Черный дрозд (*Turdus nerula*) → Ястреб-перепелятник (*Accipiter nisus*)

Труп животного → Падальная муха и ее личинки (*Calliphora vomitoria*) →Травяная лягушка (*Rana temporaria*) →Уж (*Natrix natrix*)

Скорость разложения органики зависит от субстрата и климата. Моча, фекалии и трупы животных могут полностью минерализоваться за считанные недели, тогда как упавшее дерево требует для этого порой многих лет. Для расщепления древесины (и растительных остатков в целом) очень важно присутствие грибов, образующих фермент целлюлазу, который гидролизует клетчатку в клеточных стенках и таким образом размягчает мертвый субстрат, облегчая заселение его животными-детритофагами. Разложение идет быстрее всего в теплой влажной среде, например в дождевом тропическом лесу, а при низких температурах и(или) влажности замедляется. Практическое отсутствие опада в джунглях и бедность их почвы гумусом по сравнению с толстой подстилкой и высоким содержанием перегноя в почве дубовых или буковых лесов хорошо иллюстрирует данную закономерность. Этот момент важно учитывать при эксплуатации лесов разного типа (см. разд. 10.9.5).

10.3.3. Пищевые сети

Пищевая цепь подразумевает, что каждый вид питается только одним другим видом. Однако на

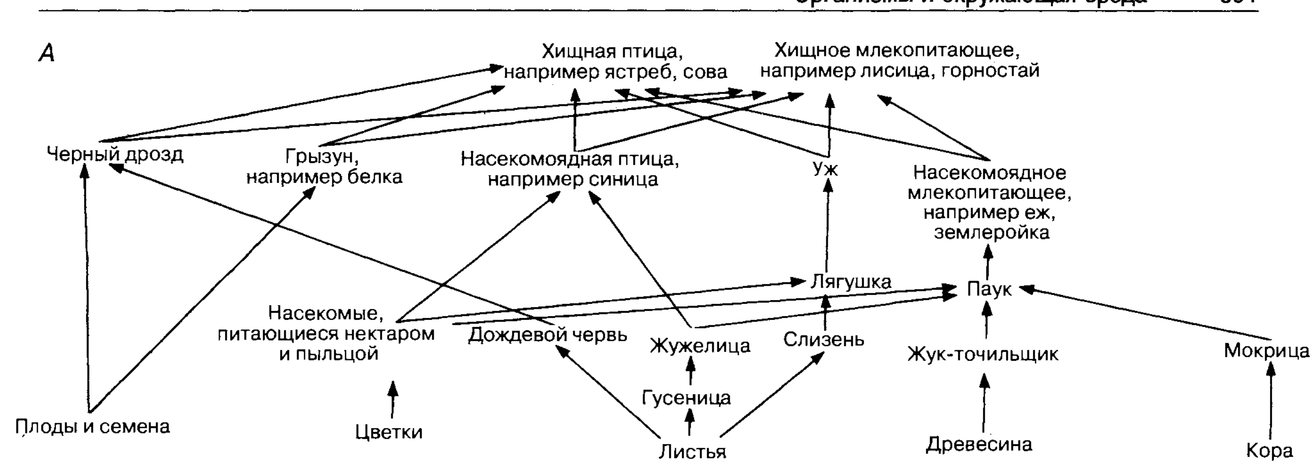


Рис. 10.5. *Пищевые сети: А — леса; Б — пресного водоема (на основе: Popham (1955) Some aspects of life in fresh water, Heinemann).*

практике трофические связи в экосистемах намного сложнее. Большинство организмов пользуется несколькими источниками питания. Некоторые входят как в пастбищную, так и в детритную пищевые цепи. Это особенно характерно для плотоядных высших трофических уровней. У многих из них весьма неоднородная диета, делающая их одновременно вторичными, третичными и т. д. консументами. Некоторые животные, включая человека, питаются организмами

всех трофических уровней — растениями, животными и грибами. Они называются **всеядными**.

Пастбищная и детритная пищевые цепи сложно переплетены друг с другом. Например, дождевой червь, кроме мертвой органики, может поедать и мелкие живые корешки, являясь одновременно детритофагом и фитофагом. Продукты жизнедеятельности организмов и мертвые остатки со всех трофических уровней служат отправным пунктом для детритной пищевой цепи. Эта сложная картина, соответствующая реальному миру, называется **пищевой сетью**. На рис. 10.5 приведены упрощенные пищевые сети для леса и пресного водоема. Здесь отражены лишь некоторые из множества возможных взаимосвязей и по традиции на высшем трофическом уровне показаны только один-два так называемых «верховных» хищника. Однако даже в упрощенном варианте такие схемы полезны, потому что служат основой для количественного изучения потока энергии и обмена веществами между биотическими компонентами экосистемы.

10.3.4. Экологические пирамиды

Первые экологические схемы в виде пирамид построил в двадцатых годах XX в. Чарлз Элтон. Они были основаны на полевых наблюдениях за рядом животных различных размерных классов. Элтон не включил в них первичных продуцентов и не делал никаких различий между детритофагами и редуцентами. Однако он отметил, что хищники обычно крупнее своих жертв, и понял, что такое соотношение крайне специфично лишь для определенных размерных классов животных. В сороковые годы американский эколог Реймонд Линдеман применил идею Элтона к трофическим уровням, абстрагировавшись от конкретных составляющих их организмов. Однако, если распределить животных по размерным классам легко, то определить, к какому трофическому уровню они относятся, гораздо сложнее. В любом случае сделать это можно лишь весьма упрощенно и обобщенно.

> ***10.4.*** *Используя информацию, приведенную на рис. 10.5, А и в разд. 10.3.2, касающуюся консументов, найдите и выпишите пищевые цепи с ястребом на третьем, четвертом, пятом и шестом трофических уровнях.*

Пищевые отношения и эффективность передачи энергии в биотическом компоненте экосистемы традиционно изображают в виде ступенчатых пирамид. Это дает наглядную основу для сопоставления: 1) разных экосистем; 2) сезонных состояний одной и той же экосистемы; 3) разных фаз изменения экосистемы.

Существуют три типа пирамид:

1) пирамиды чисел, основанные на подсчете организмов каждого трофического уровня;
2) пирамиды биомассы, в которых используется суммарная масса (обычно сухая) организмов на каждом трофическом уровне;
3) пирамиды энергии, учитывающие энергоемкость организмов каждого трофического уровня.

Пирамиды энергии считаются самыми важными, поскольку они непосредственно обращаются к основе пищевых отношений — потоку энергии, необходимой для жизнедеятельности любых организмов.

Пирамиды чисел

Для построения пирамиды чисел надо сначала подсчитать особей разных видов в определенном местообитании, а затем постараться распределить эти виды по трофическим уровням. Обычно в результате получается постепенное убывание численности организмов каждого трофического уровня при переходе от низшего уровня к высшему. Количество особей на разных уровнях изображают в виде лежащих друг на друге прямоугольников, длина которых пропорциональна числу организмов на единице площади местообитания или в единице объема (если экосистема водная). Идеализированная пирамида чисел приведена на рис. 10.6, *А*.

Данные для построения такой пирамиды получить сравнительно несложно, применяя стандартные методы учета, однако их использование связано с рядом проблем. Три важнейшие из них таковы.

1. Продуценты сильно варьируют по размерам, а любому экземпляру травянистого вида, водоросли или дерева приходится придавать одинаковый статус. Это объясняет, почему не всегда получается именно «пирамида» (см. рис. 10.6, *Б*). Паразитар-

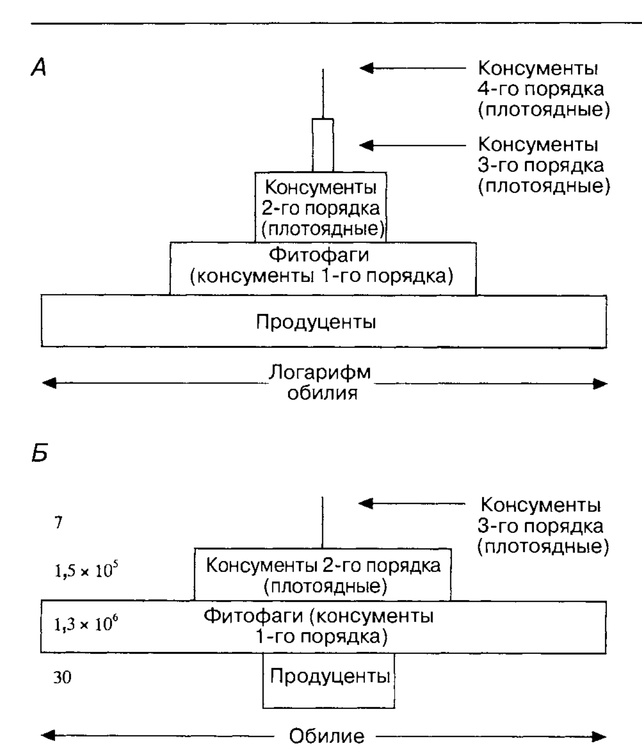


Рис. 10.6. *А. Типичная пирамида чисел. Длина каждого прямоугольника пропорциональна обилию организмов каждого трофического уровня. Чаще всего применяется логарифмический горизонтальный масштаб. Консументов высшего порядка принято называть верховными хищниками. Б. Перевернутая пирамида чисел для дубравы Уайтем в Оксфордшире. Горизонтальный масштаб логарифмический. Числа слева отражают обилие организмов на гектар. В качестве продуцентов учитывались только дубы. (Данные из: Varley, 1970.)*

ные пищевые цепи также могут давать перевернутую пирамиду.

2. Диапазон используемых чисел бывает столь широк, что начертить пирамиду в едином масштабе часто затруднительно. Можно использовать логарифмическую шкалу, но тогда к интерпретации картины надо подходить с особой осторожностью.
3. Трофический уровень того или иного вида бывает трудно определить.

> ***10.5.*** ***Какие изменения произойдут с пирамидой чисел, приведенной на рис. 10.6, Б, например, к середине зимы?***

Пирамиды биомассы

Неудобств, связанных с использованием пирамид чисел можно избежать путем построения **пирамид биомассы**, в которых учитывается суммарная масса организмов **(биомасса)** каждого трофического уровня. Для таких оценок надо взвесить типичных представителей каждого вида, что, конечно, трудоемко и может потребовать дорогого оборудования. В идеале сравниваются сухие биомассы. Их либо оценивают приблизительно по «сырым» данным, либо определяют разрушающим методом (опыт 11.2). Прямоугольники, из которых строится пирамида, теперь соответствуют массе организмов на единице площади или в единице объема местообитания. На рис. 10.7 приведена пирамида биомассы некой водной экосистемы. Обратите внимание, что биомасса продуцентов (фитопланктона) меньше, чем биомасса первичных консументов (зоопланктона), и лишь выше этого уровня пирамида приобретает характерную для нее форму. При взятии образцов, иными словами в какой-то данный момент времени, всегда определяется **биомасса на корню**, или **урожай на корню**. Важно понимать, что эта величина не содержит никакой информации о скорости образования биомассы (**продуктивности**) или ее потребления. В противном случае могут возникнуть ошибки по двум причинам.

1. Если скорость потребления (поедания) биомассы примерно равна скорости ее образования, то урожай на корню не позволит судить о продуктивности, т. е. о количестве вещества (и энергии), переходящих

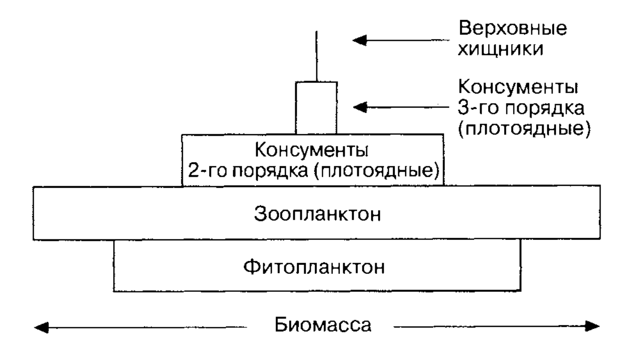


Рис. 10.7. *Пирамида биомассы для водной экосистемы. Ширина ступеней пропорциональна биомассе на каждом трофическом уровне. Данная пирамида снизу перевернута, что часто наблюдается в пищевых цепях, начинающихся с фитопланктона. Организмы, составляющие фитопланктон, очень мелкие и продолжительность питающегося ими зоопланктона.*

с одного трофического уровня на другой за определенный период времени, скажем за год. Например, на хорошем, но интенсивно используемом пастбище биомасса травы в любой момент времени может быть ниже, а продуктивность выше, чем на пастбище плодородном, но мало используемом.

2. Если продуценты мелкие, такие как планктонные водоросли, то у них высоки темпы возобновления, т. е. быстрые рост и размножение компенсируют интенсивное потребление и гибель. В результате их биомасса на корню будет меньше, чем у крупных продуцентов, например деревьев, но продуктивность за определенный период времени может оказаться и выше. Иначе говоря, при одинаковой продуктивности планктон, который гораздо легче дерева, сможет прокормить такое же по биомассе количество животных. В целом, если особи крупные и долгоживущие, то темпы возобновления вида ниже, чем тогда, когда они мелкие и короткоживущие, т. е. вещества и энергия в первом случае накапливаются медленнее. Одно из возможных последствий этого отражает рис. 10.7, на котором пирамида биомассы для двух низших трофических уровней перевернута. Масса зоопланктона больше, чем масса фитопланктона, которым кормится зоопланктон. Это характерно для океанических и озерных планктонных сообществ в определенные времена года. Биомасса фитопланктона становится выше, чем биомасса зоопланктона, в период весеннего «водорослевого цветения», а в прочие сезоны соотношение обратное. Такой кажущейся аномалии можно избежать, использовав описанную ниже пирамиду энергии.

Однако, если знать эти тонкости, сравнительный анализ пирамид биомассы даст ценную информацию. Например, в водной экосистеме их устойчивая пирамидальная форма с широким основанием позволит сделать вывод о постоянном «водорослевом цветении», т. е. далеко зашедшем процессе эвтрофикации (разд. 10.8.2). Аналогичным образом, частые инверсии морских пирамид наводят на мысль, что эксплуатировать автотрофную (фитопланктонную) основу водных экосистем более рискованно, чем наземных.

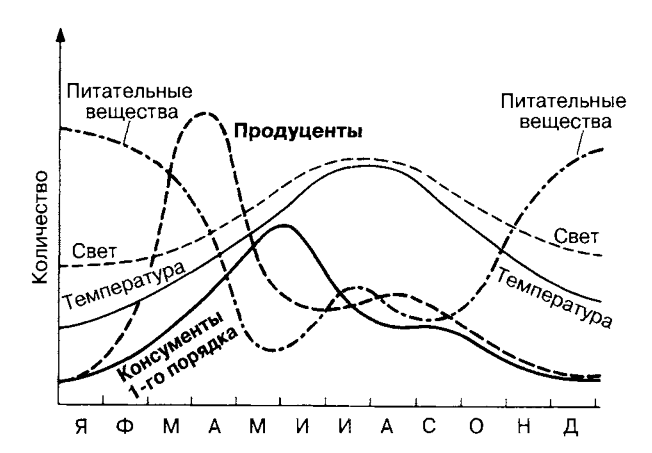


Рис. 10.8. *Изменения биомассы продуцентов и консументов первого порядка, а также некоторых абиотических параметров озера на протяжении года. (M. A. Tribe, M. R. Erant, R. K. Snook (1974) Ecological principles, Basic Biology Course 4, CUP.)*

> **10.6.** *На рис. 10.8 показаны изменения наличной биомассы продуцентов и консументов первого порядка в озере на протяжении года, а также некоторых средовых параметров.*
>
> *а) В какие месяцы пирамида биомассы оказывается перевернутой?*
>
> *б) Какие факторы обусловливают: 1) весенний рост биомассы фитопланктона; 2) быстрое уменьшение его биомассы летом; 3) ее осеннее увеличение; 4) ее зимнее снижение?*

Пирамиды энергии

Нагляднее всего взаимоотношения организмов разных трофических уровней представляют пирамиды энергии. Эти пирамиды обладают следующими преимуществами.

1. Они учитывают продуктивность, т. е. *скорость* образования биомассы, в отличие от пирамид чисел и биомассы, описывающих мгновенное состояние экосистемы. Каждый прямоугольник пирамиды энергии соответствует количеству энергии (в пересчете на единицу объема или площади),

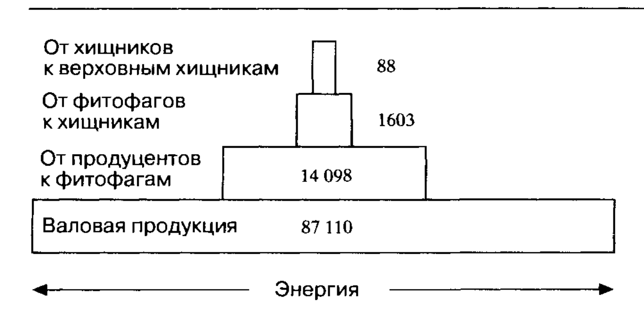


Рис. 10.9. Пирамида энергии для озера Силвер-Спрингс (Флорида). Прямоугольники отражают поток энергии через соответствующие трофические уровни (кДж·м$^{-2}$·год$^{-1}$). (E. P. Odum (1971) Fundamentals of ecology, 3rd edition, W. B. Saunders)

протекающей через данный трофический уровень за определенный период времени. На рис. 10.9 приведена такая пирамида для водной экосистемы.

2. Как показывает табл. 10.1, содержание энергии в единице массы разных организмов неодинаково. Поэтому сравнения, основанные только на биомассе, могут привести к неверным выводам.
3. Можно сравнивать не только разные экосистемы, но и относительную роль популяций в одной экосистеме, причем перевернутых пирамид никогда не получится.
4. В основание пирамиды можно добавить ступень, соответствующую поступлению в экосистему солнечной энергии.

Хотя пирамиды энергии обычно считаются самими полезными из трех рассмотренных типов, данные для их построения получить труднее всего. Нужна такая дополнительная информация, как удельная (отнесенная к единице биомассы) энергоемкость различных организмов. Это требует сжигания репрезентативных выборок организмов. На практике пирамиды энергии строят достаточно точно, используя биомассу и уже накопленные ранее данные по энергоемкости.

Проблемы, связанные с применением экологических пирамид

1. Основная проблема заключается в распределении организмов по трофическим уровням. Как уже говорилось выше, многие консументы добывают пищу сразу на нескольких трофических уровнях.
2. Некоторые экологи считают также, что относить все растительное вещество к уровню продуцентов не совсем корректно. Многие части растений не содержат хлорофилл, это — клубни, плоды, семена и т. п. Их правильнее относить не к продуцентам, а к консументам. Вместе с тем, многие фитофаги могут переваривать хлорофилл; другие крайне избирательны в отношении своей диеты, питаясь семенами, пыльцой или нектаром. Было бы логично модифицировать экологические пирамиды с учетом этих замечаний.
3. Еще одна проблема связана с частым невключением в пирамиды мертвой органики (МОВ). Однако, как уже говорилось, до 80% энергии, ассимилированной продуцентами, может доставаться не консументам, а непосредственно детритофагам и редуцентам.

10.3.5. Эффективность переноса энергии: продуктивность

Изучение продуктивности различных компонентов экосистемы фактически означает прослеживание различных путей переноса в ней энергии. Энергия поступает в биоту через продуцентов, и скорость, с которой она запасается ими в виде пригодного в пищу органического вещества, называется **первичной продуктивностью**. Этот параметр очень важен, поскольку он определяет общее количество энергии, доступное всем организмам сообщества, т. е. суммарную биомассу экосистемы.

> ***10.7.*** *Какие еще группы организмов, кроме растений, обеспечивают первичную продуктивность экосистемы?*

Как указывалось в разд. 10.3.1, количество солнечной радиации, достигающей поверхности Земли, зависит от географической широты местности и особенностей ландшафта, например высоты над уровнем моря и экспозиции участка. Количество этой радиации, ассимилируемое растениями, определяется ее качеством и структурой растительного покрова. В Британии среднее количество энергии, достигающее растений, со-

ответствует примерно $1 \cdot 10^6$ кДж$\cdot$м$^{-2}\cdot$год$^{-1}$. Из этого количества 95–99% сразу же теряется за счет отражения, нагревания и испарения. Остающаяся лучистая энергия (1–5%) поглощается хлорофиллом и используется для синтеза органических молекул. Накопленная растениями суммарная химическая энергия называется **валовой первичной продукцией (ВПП)**. Примерно 20–25% ВПП расходуется самим растением на дыхание и фотодыхание, а остальное дает прирост его биомассы, называемый **чистой первичной продукцией (ЧПП)**. Именно эта энергия потенциально доступна следующему трофическому уровню.

Потребляя другие организмы, гетеротрофы переносят вещество и энергию с одного трофического уровня на другой. Однако не вся пища идет на увеличение биомассы консументов. Часть энергии утрачивается в процессе дыхания; к числу других потерь относятся конечные продукты метаболизма (экскреты); кроме того, корм переваривается не полностью и эта непереваренная часть утрачивается в виде фекалий (экскрементов).

Потребленная пища = Рост + Дыхание + Экскременты+ + Экскреты

Впрочем, если брать экосистему в целом, то отходов в ней не образуется: то, что выделяют одни, служит пищей для других — редуцентов и детритофагов.

Некоторые из членов приведенного равенства нетрудно измерить у домашних животных или в лаборатории у диких животных. Рост измеряется как увеличение биомассы, или лучше как увеличение энергетической ценности организма в единицу времени. Количество потребленных за этот же период кормов, а также образовавшихся фекалий и мочи легко взвесить. Зная эти величины, можно простыми арифметическими действиями рассчитать, сколько энергии затрачено на дыхание.

То, что остается гетеротрофам после всех неизбежных потерь и обеспечивает их рост, восстановление тканей и размножение, называется **вторичной продукцией** (независимо от трофического уровня).

На рис. 10.10 ясно показано, что энергия теряется каждым звеном пищевой цепи, и длина ее, очевидно, зависит от масштабов этих потерь. Наименее эффективен первый этап — преобразование солнечной радиации в первичную продукцию. В дальнейшем при переходе энергии с одного трофического уровня на другой потери энергии намного меньше. Средняя эффективность ее переноса от автотрофов к фитофагам близка к 10%, а от одного животного к другому — к 20%. В целом растительноядные хуже усваивают пищу, чем хищники, поскольку растения содержат много целлюлозы и других веществ, которые обычно не перевариваются и выводятся из организма в составе фекалий, не превращаясь во вторичную продукцию.

Энергия, затраченная на дыхание, уже недоступна другим организмам. Однако та ее часть, которая соответствует экскретам и фекалиям, для экосистемы не потеряна: ее получают редуценты и детритофаги. Сходным образом любой мертвый организм, опавшие листья, ветки и

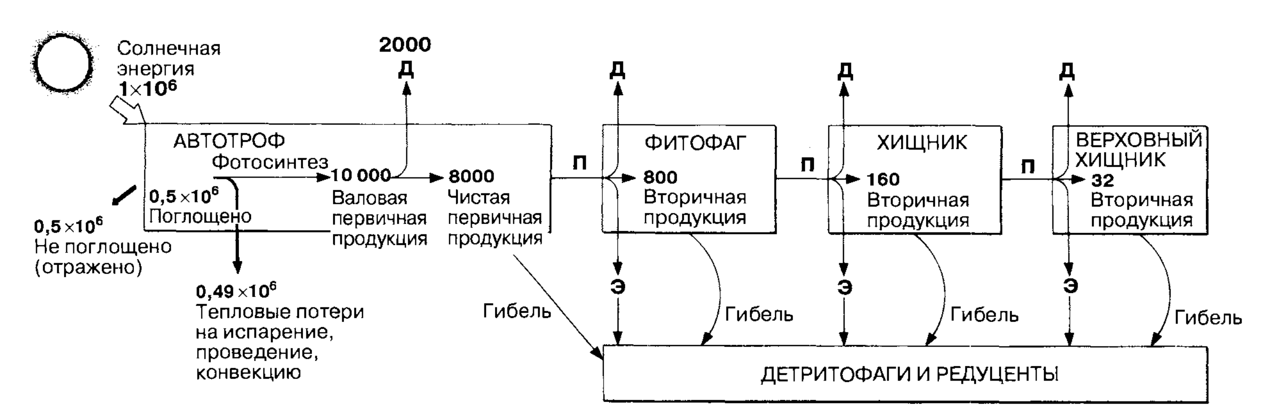


Рис. 10.10. Поток энергии в пастбищной пищевой цепи. Все величины выражены в кДж $\cdot$м$^{-2}\cdot$год$^{-1}$. Д — потери энергии при дыхании; Э — потери энергии при переходе из пастбищной пищевой цепи в детритную с экскретами (моча и т. п.) и экскрементами. П — потребление организмами более высокого трофического уровня.

сучья представляют собой основу для возникновения новых детритных пищевых цепей. Детритные цепи часто очень сложны и гораздо менее изучены, чем традиционно рассматриваемые пастбищные. Тем не менее в смысле передачи энергии они зачастую имеют более важное значение.

Доля ЧПП, поступающей непосредственно в детритную пищевую цепь, зависит от типа экосистемы. В лесу основная масса первичной продукции поступает в детритную пищевую цепь, а не в пастбищную: опад, подстилка и перегной в почве — основные зоны активности лесных гетеротрофов, хотя эти организмы, как правило, незаметны. А вот в приповерхностном слое океана или на интенсивно используемом пастбище в пастбищную пищевую цепь может поступать более половины ЧПП. В самых интенсивных сельскохозяйственных системах игнорируется потенциальная роль производства продовольствия на основе детрита.

Цифры, приводимые в этом разделе, рассчитаны для периода в один год. Если экосистема равновесна, т. е. не меняется в ходе сукцессии (разд. 10.6.1), то ее общая биомасса по истечении такого срока остается прежней. Вся энергия, перешедшая в первичную продукцию, поступает на следующие трофические уровни и по пути рассеивается, так что ЧПП не остается. Однако такое равновесное состояние экосистем — большая редкость. Например, молодой лес к концу года подрастает, т. е. запасает часть солнечной энергии в биомассе деревьев. Годовой период как основу для оценки энергетических аспектов экосистемы удобно использовать потому, что год охватывает все сезонные изменения, происходящие в экосистеме. Например, первичная продуктивность, как правило, повышается весной и летом, когда активизируется рост автотрофов, а потом начинает преобладать вторичная продуктивность.

Одна из причин пристального внимания к энергетике экосистем состоит в том, что эта область экологии очень тесно связана с получением людьми пищи и топлива. Она позволяет анализировать эффективность сельскохозяйственных систем и предлагать пути их совершенствования. Поскольку энергия теряется на каждом трофическом уровне, очевидно, что для всеядных животных, вроде человека, вегетарианство — более рентабельный способ пищевой эксплуатации экосистем (табл. 10.2). Однако, при анализе эффективности питания следует учитывать и другие факторы. Например, животный белок обычно дает нам больше незаменимых аминокислот, чем растительный, хотя ряд бобовых, в частности соя, ненамного отстают от него в этом плане. Кроме того, животные ткани легче перевариваются, поскольку клетки их не окружены, как у растений, стенками, которые прежде необходимо разрушить. Наконец, во многих экосистемах животные концентрируют в себе вещество, потребляе-

Таблица 10.2. Эффективность сельскохозяйственных пищевых цепей в Великобритании

Пищевая цепь	*Пример*	*Энергоотдача для человека, кДж · 10^3 $га^{-1}$*	*Выход белка для человека, кг · $га^{-1}$ · $год^{-1}$*
А. Зерновые → человек	Монокультуры пшеницы или ячменя	7800–11 000	42
Б. Зерновые → скот → человек	Откорм ячменем бычков или беконных свиней	745–1423	10–15
В. Интенсивно используемое пастбище → скот → человек	Интенсивный выпас крупного рогатого скота на окультуренном пастбище		
	Мясо	339	4
	Молоко	3813	46
Г. Пастбище и зерновые → скот → человек	Молочная ферма стойлово-пастбищного типа		
	Молоко	1356	17

Данные из: Duckham A. N., Mansfield G. B. (1970) *Farming systems of the world*, Chatto and Windus.

мое на обширной территории, не пригодной для земледелия. Примерами тому служат — выпас скота на низкокачественных пастбищах (овец в Британии, северных оленей в Скандинавии, канн в Восточной Африке) или рыболовство.

10.4. Биогеохимические циклы — круговороты воды и биогенных элементов

Кроме преобразования энергии, экосистемы характеризуются еще одним фундаментальным свойством — это рециклизация (круговороты) воды и биогенных элементов. Циклическое движение через биоту можно проследить для многих химических элементов. В процессе круговорота конкретный биогенный элемент может включаться в состав сложных органических молекул. Позднее редуценты разрушают эти молекулы до более простых органических и неорганических соединений, доступных для построения биомассы других организмов. Кроме такого **оборотного пула**, для всех элементов существует **резервный пул**, обычно абиотический. Обмен между этими активным и пассивным пулами обычно ограничен и идет медленно, например при химическом выветривании фосфатных пород, в процессе связывания азота с образованием его оксидов при вспышках молний или, напротив, при образовании карбонатных осадков из раковин мертвых моллюсков.

Знание биогеохимических циклов важно для сохранения их устойчивости. Обычно человек ускоряет отдельные этапы круговорота биогенных элементов в окружающей среде, что чревато необратимым нарушением экологического равновесия — исчерпанием ресурсов, с одной стороны, и накоплением отходов (**загрязнением среды**), с другой (разд. 10.8).

Биогеохимические циклы углерода и азота схематично представлены на рис. 10.11 и 10.12. Водород, жизненно необходимый для фотосинтеза, реутилизируется в ходе круговорота воды (гидрологического цикла), показанного на рис. 10.13.

10.4.1. Круговорот азота

Газообразный азот (N_2) в атмосфере крайне инертен, иными словами, необходимо очень большое количество энергии, чтобы связи в молекуле азота (N_2) разорвались и образовались другие соединения, например оксиды. Однако азот является важнейшим компонентом биологических молекул, таких как белки, нуклеиновые кислоты и т. д. Переводить атмосферный азот в доступную для организмов форму (нитриты и нитраты) способны лишь некоторые бактерии. Этот процесс называется **азотфиксацией** (рис. 10.11) и представляет собой основной путь поступления азота в биотический компонент экосистемы.

Азотфиксация

Азотфиксация — энергоемкий процесс, поскольку требует разрушения очень прочной связи между двумя атомами азота в его молекуле. Бактерии используют для этого фермент нитрогеназу и энергию, заключенную в АТФ. Неферментативная азотфиксация требует гораздо больше энергии, получаемой в промышленности за счет сгорания ископаемого топлива, а в атмосфере в результате действия ионизирующих факторов, например молний и космического излучения.

Азот так важен для плодородия почвы, и потребность в нем сельского хозяйства так велика, что ежегодно на химических заводах производятся колоссальные количества аммиака, который применяется в составе азотных удобрений, таких как нитрат аммония (NH_4NO_3) или мочевина $[CO(NH_2)_2]$.

Сейчас масштабы промышленной азотфиксации сравнимы с природными, но мы до сих пор плохо представляем возможные последствия постепенного накопления в биосфере доступных организмам соединений азота. Компенсационных механизмов, возвращающих связываемый нами азот в атмосферный пул, не существует.

Относительно небольшое количество фиксированного азота (5–10%) дает ионизация в атмосфере. Образующиеся оксиды азота, взаимодействуя с дождевой водой, дают соответствующие кислоты, которые, попав в почву, в конечном итоге превращаются в нитраты.

Вероятно, главный природный источник фиксированного азота — представители семейства бобовых, например клевер, соя, люцерна, горох. На корнях бобовых имеются характерные утолщения, называемые клубеньками, в которых внутриклеточно живут азотфиксирующие бактерии рода *Rhizobium*. Этот симбиоз мутуалистичен, поскольку растение получает от бактерий фиксированный азот в форме аммиака, а взамен

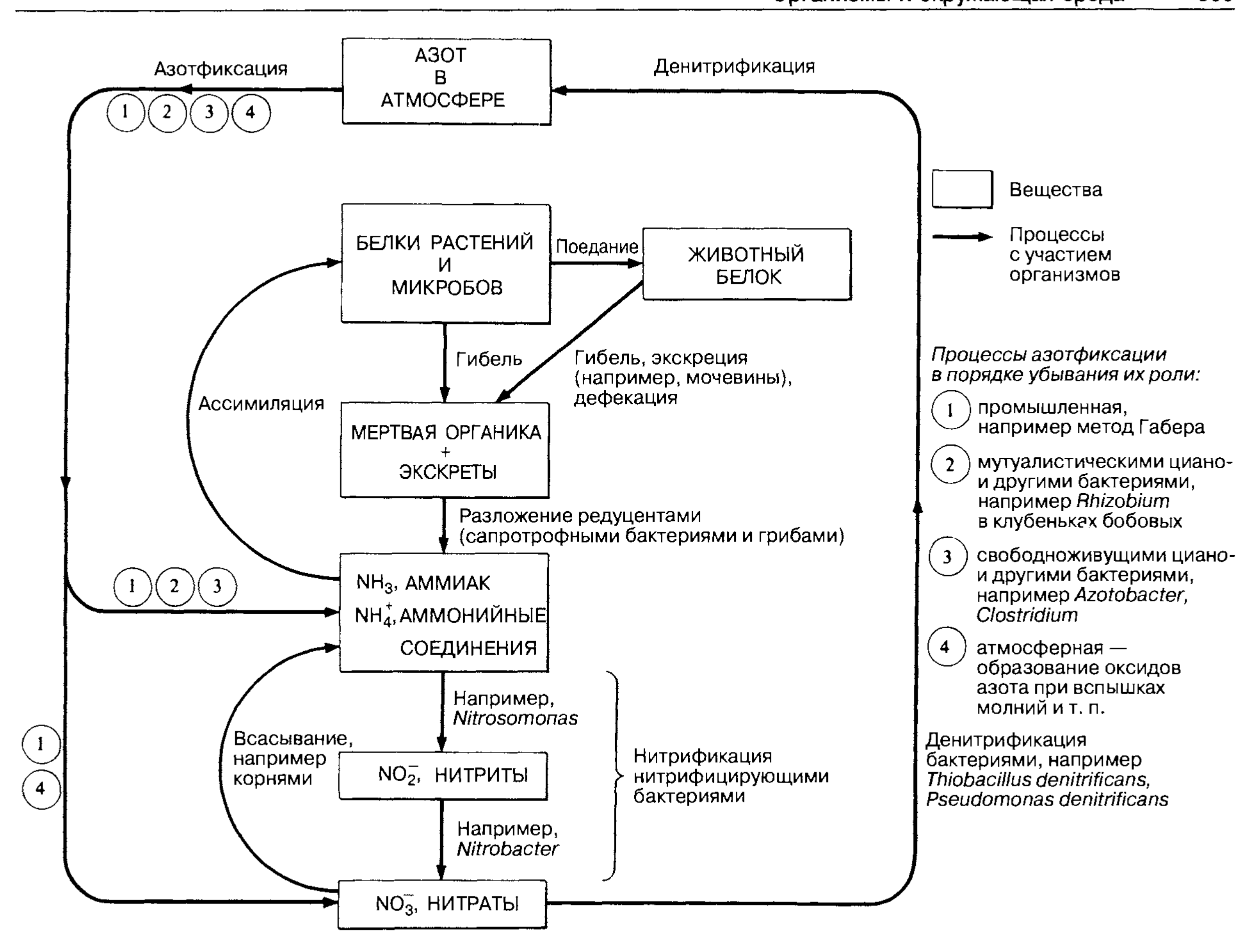


Рис. 10.11. *Круговорот азота. Азот составляет 79% объема атмосферы — главного резервуара этого элемента.*

снабжает их энергией и некоторыми органическими веществами, например углеводами. В пересчете на единицу площади клубеньковые бактерии могут дать в 100 раз больше фиксированного азота, чем свободноживущие. Неудивительно, что бобовые растения часто высевают для обогащения почвы этим элементом, получая заодно и урожай высококачественных кормовых трав.

> ***10.8.*** *Фермеры часто жалуются, что бобовые «жадны до почвы», т. е. требуют высокого содержания в ней усвояемых минеральных веществ. Чем это объяснить?*

Все азотфиксаторы связывают азот в форме аммиака, но он сразу же используется для синтеза органических соединений, в первую очередь белков.

Разложение и денитрификация

Большинство растений в качестве источника азота используют нитрат-ионы. Животные в свою очередь прямо или косвенно получают усвояемый азот из растений. На рис. 10.11 показано, как образуются нитраты после разложения белка мертвых тканей сапротрофными бактериями и грибами. Этот процесс включает окислительные реакции с участием кислорода и аэробных бактерий. Белки сначала расщепляются до аминокислот, а затем аминокислоты дают аммиак. Этот же продукт образуется при разложении экскретов и фекалий животных. Хемосинтезиру-

ющие бактерии *Nitrosomonas* и *Nitrobacter* осуществляют так называемую **нитрификацию** — поэтапно окисляют аммиак до нитратов.

> ***10.9.*** *К какой трофической категории относятся редуцирующие грибы и бактерии?*

Денитрификация

В некотором смысле процессом, обратным нитрификации, является денитрификация, также осуществляемая бактериями, которые в результате понижают плодородие почвы. Денитрификация происходит в анаэробных условиях, когда нитраты используются при дыхании вместо кислорода в качестве окислителя органических соединений (акцептора электронов). Сами нитраты при этом восстанавливаются, обычно до азота. Следовательно, денитрифицирующие бактерии относятся к факультативным аэробам.

> ***10.10.*** *В каких природных условиях или ситуациях денитрификация протекает наиболее успешно?*
>
> ***10.11.*** *Почему хороший дренаж и вспашка повышают плодородие почвы?*

10.4.2. Круговорот углерода

Основным резервуаром углерода являются горные породы; в них, по существующим оценкам, его содержится примерно 75 квадриллионов тонн. Еще 5 триллионов тонн содержится в горючих полезных ископаемых — угле, нефти, газе и торфе. Примерно 150 млрд. т приходится на верхний слой донных океанических осадков. Эти запасы в обычных условиях недоступны для живых организмов. Для них важнее «оборотный пул» углерода, представленный на рис. 10.12.

Главный источник углерода для живых организмов — это диоксид углерода (углекислый газ), содержащийся в атмосфере и растворенный в поверхностных водах. В процессе фотосинтеза зеленые растения, водоросли и цианобактерии превращают это неорганическое вещество в уг-

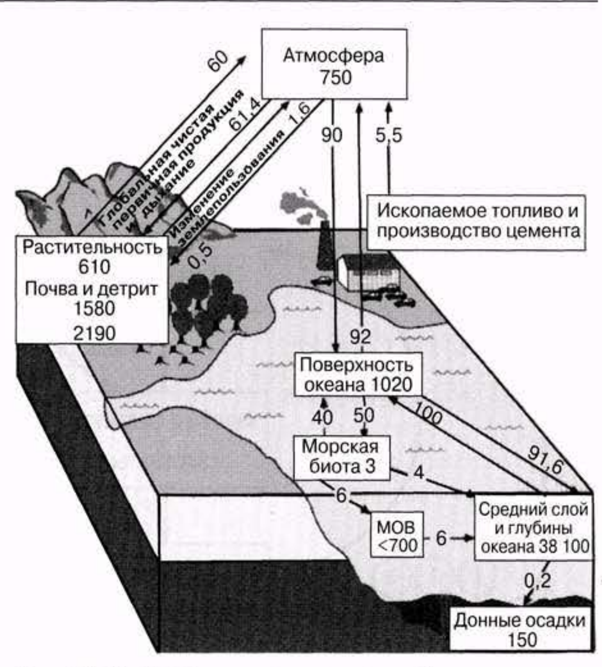


Рис. 10.12. Глобальные запасы углерода и его круговорот в настоящее время. Числа внутри рамок соответствуют миллиардам тонн в резервуарах, а возле стрелок — миллиардам тонн в год для потоков. (Climate change 1994, Radiative forcing of climate change (1995) IPCC/CUP.)

леводы, из которых затем образуется углеродный скелет всех прочих органических молекул. Фотосинтетическая ассимиляция диоксида углерода компенсируется его выделением в процессе дыхания, что способствует поддержанию природного равновесия. Однако не весь фиксированный диоксид углерода возвращается в атмосферу за счет дыхания. В анаэробной среде, например в болотах или на слабо освещенном дне стоячих водоемов, минерализация органики идет очень медленно, и она накапливается в виде ила или торфа. В определенных условиях через длительный период времени эти осадки могут образовать залежи ископаемого топлива.

В океанах основными механизмами поглощения диоксида углерода из атмосферы является фотосинтез, главным образом фитопланктонный, и растворение в поверхностных водах. Значительная часть этого связанного диоксида углерода быстро возвращается назад — непосредственно из раствора или в результате дыхания. Однако, как и в наземных экосистемах, некоторая доля углерода надолго задерживается, например при погружении холодных поверх-

ностных вод в глубину или в составе образуемых морскими организмами карбонатных структур (раковин, кораллов и т. д.), которые со временем превращаются в горные породы типа известняка.

Скорость переноса углерода между его резервным и оборотным пулами может меняться из года в год в зависимости от климатических флуктуаций. На этот баланс влияет также деятельность человека, особенно изменение землепользования (сведение леса или лесопосадки), использование ископаемого топлива и производство цемента. Судя по имеющимся данным, именно человек обусловливает значительный рост содержания диоксида углерода в атмосфере с эпохи промышленной революции (разд. 10.8.1).

Повышение скорости мобилизации углерода из его резервуаров типа ископаемого топлива и карбонатов (при производстве цемента) и потенциальное влияние этого ускорения на глобальный климат и экосистемы — весьма актуальные темы ведущихся сейчас экологических исследований и дебатов (разд. 10.8.1). Преобладает мнение, что сохранение нынешних темпов поступления в атмосферу диоксида углерода грозит весьма серьезными последствиями для всей планеты. Правительства предпринимают усилия к сокращению выбросов диоксида углерода промышленностью и масштабов использования ископаемого топлива в целом за счет более широкого применения альтернативных видов энергии, например солнечной и ветровой.

10.4.3. Круговорот воды (гидрологический цикл)

Вода — необходимый компонент всех живых организмов. Она нужна им как растворитель, химический реагент, средство терморегуляции и т. д. Основным резервуаром в гидрологическом цикле служит мировой океан, содержащий 97% всей воды планеты (рис. 10.13). Наземные и пресноводные организмы получают воду благодаря ее испарению с поверхности океана, последующей конденсации паров и выпадению атмосферных осадков. Пресная вода может быстро испаряться или возвращаться в океан реками или неупорядоченным поверхностным стоком. Часть атмосферных осадков, особенно в местах с развитым растительным покровом, впитывается в почву и образует долговременный запас под-

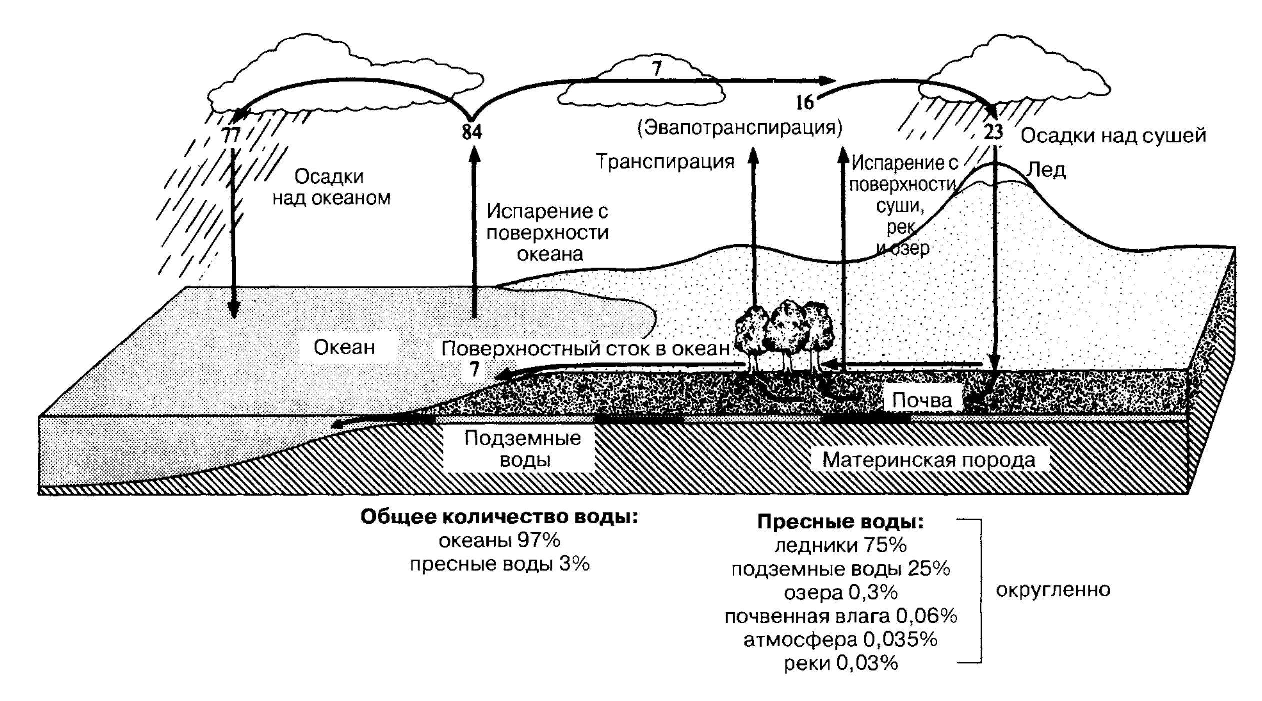


Рис. 10.13. Гидрологический цикл и запасы воды. Цифры на схеме соответствуют среднегодовому глобальному количеству осадков, равному 100 у.е. (На основе: R. J. Chorley, P. Haggett eds. (1967) Physical and information models in geography, Methuen.)

земных вод. Кроме того, пресная вода накапливается в ледниках и снежниках полярных и высокогорных областей.

Гидрологический цикл играет существенную роль в формировании температурного режима земной поверхности. Испаряющаяся жидкость поглощает тепло, а конденсирующийся газ его выделяет. Аналогичным образом, тепло поглощается при таянии льда и выделяется при замерзании воды. Такой энергообмен важен для развития широкомасштабных погодных систем, которые служат ключевым механизмом переноса тепловой энергии от экватора к полюсам. Если бы тепловая энергия активно не транспортировалась, то на полюсах становилось бы все холоднее, а в экваториальных областях — жарче. Кроме того, являясь основными резервуарами воды, которая обладает высокой теплоемкостью, океаны и ледники служат важными «статическими» регуляторами температуры нижнего слоя атмосферы.

Водяной пар в атмосфере, как и диоксид углерода, относится к газам с парниковым эффектом (разд. 10.8.1). Следовательно, водяной пар оказывает существенное воздействие на глобальную температуру. Одно из актуальнейших направлений современных исследований — изучение взаимодействия углеродного и гидрологического циклов с точки зрения их совокупного влияния на климат. Понимание этого взаимодействия помогло бы прогнозировать и свести к минимуму возможные отрицательные последствия антропогенного усиления парникового эффекта.

10.5. Факторы, влияющие на окружающую среду и местообитания

Среду обитания организма в принципе можно описать набором физических (абиотических) параметров, таких как температурный диапазон, режим освещенности, влажность воздуха (табл. 10.3). Однако на практике подробно изучить все эти факторы для конкретного индивидуума и даже вида крайне сложно. Например, для жука, живущего на упавшем дереве, важны температурный и водный режимы не столько в окружающем лесу, сколько в зоне мертвой коры конкретного горизонтально лежащего ствола. Кроме того, на организм действуют не только *физические условия*. Его среду обитания могут изменять и даже определять *другие существа* (биотические факторы). Даже в оптимальных для себя абиотических условиях вид не сможет существовать, если встретится со слишком сильными конкурентами или хищниками, не найдет подходящего корма и т. п. Таким образом, местообитание организма определяется не только абиотическими но и биотическими факторами.

Широко распространена и удобна одна из важнейших концепций — концепция **экологической ниши**, сочетающая пространственные аспекты местообитания с функциональными взаимосвязями организма. Другими словами «ниша» — это одновременно и «адрес» организма, и его «профессия» в рамках сообщества или экосистемы. Чтобы понять, почему организм не только существует, но и процветает в данном месте, надо знать как абсолютные физические и биотические пределы его выносливости (**потенциальную нишу**), так и его предпочтения и поведенческие особенности, ограничивающие реальное распространение (**реализованную нишу**).

Если два вида занимают одну и ту же нишу, они будут конкурировать между собой, пока один из них не вытеснит соперника (см. также разд. 10.7.5). Сходные местообитания располагают сходным набором экологических ниш и в разных частях света такие местообитания могут быть заселены морфологически и поведенчески сходными, но таксономически разными видами. Например, обширные злаковники (степи, прерии, саванны) обычно предоставляют нишу крупным быстро бегающим травоядным, но в зависимости от части света это могут быть лошади, антилопы, бизоны, кенгуру и т. п.

Основные биотические и абиотические факторы, влияющие на распространение организмов, перечислены в табл. 10.3. Следует отметить, что некоторые факторы, например тип почвы, нельзя отнести к какой-либо из двух этих категорий, поскольку по своей природе они являются комплексными.

10.5.1. Абиотические факторы

Свет

Свет необходим всему живому как источник энергии для фотосинтеза, но его влияние на организмы не ограничивается только этим. По-своему важны интенсивность, качество (длина волны, т. е. спектральный состав) и продолжительность освещения (фотопериод).

Таблица 10.3. Факторы, влияющие на распространение организмов

Абиотические		*Биотические*		*Комплексные*	
фактор	*примеры*	*фактор*	*примеры*	*фактор*	*примеры*
Свет	Количество Качество Продолжительность действия	Конкуренция Хищничество Мутуализм		Тип почвы	Механический состав Содержание органики Почвенный воздух
Тепло	Средняя температура Экстремальные температуры Сезонные колебания	Деятельность человека	Пестициды Выжигание Одомашнивание животных, окультуривание растений	Пожары	Почвенный раствор
Вода	Соленость, содержание питательных веществ Дождь, снег, град, роса Влажность воздуха Скорость течения и давление		Изменение землепользования, например распашка, постройка плотин		
Атмосфера	Газовый состав (например, процент диоксида углерода и кислорода) Ветер и давление Погодная система		Сведение лесов Загрязнение воздуха, например при сжигании ископаемого топлива		
Топография	Абсолютная высота Экспозиция Уклон участка		Загрязнение почвы		
		(Подумайте над собственными примерами.)			

Освещенность зависит от угла падения солнечных лучей на поверхность, а угол в свою очередь определяется географической широтой местности, временем года и суток, наклоном и экспозицией участка. Фотопериод, или долгота дня, на экваторе величина примерно постоянная и равная 12 ч, на других широтах циклически меняется по сезонам. Для растений и животных относительно высоких широт обычно характерен фотопериодизм, т. е. непосредственная реакция на эти изменения, что позволяет им синхронизировать с теми или иными временами года определенные виды активности, например цветение и прорастание у растений (гл. 16), миграцию, впадение в спячку и размножение у животных (гл. 17). Качество света важно для фотоавтотрофов, поскольку хлорофилл может использовать только часть солнечного спектра. Некоторые водоросли, например красные, обладают дополнительными улавливающими свет пигментами, ко-

торые позволяют им выживать в местообитаниях, недоступных для зеленых продуцентов.

Потребность автотрофов в свете определяет структуру сообществ. Водоросли сосредоточены только в поверхностных слоях воды, а на суше растения выработали различные стратегии перехвата солнечных лучей: высокий рост, способность подниматься по опорам, увеличение листовой поверхности и т. д. В лесах это обусловливает ярусную структуру растительного сообщества (рис. 10.15).

> ***10.12.*** *Назовите несколько путей влияния света на жизнедеятельность организмов.*

Температура

Главный источник тепла на Земле — солнечная радиация. Геотермальные ресурсы важны лишь в очень немногих местообитаниях, например в горячих источниках, заселенных бактериями. Любой организм выживает только в определенном диапазоне температур, к которому он адаптирован морфологически и физиологически. Если температура ткани падает ниже точки замерзания, то обычно происходят необратимые структурные повреждения живых клеток, обусловленные образованием кристаллов льда. Вместе с тем чрезмерное нагревание приводит к денатурации белков. Между двумя этими экстремальными состояниями скорость ферментативных реакций, т. е. интенсивность обмена веществ, повышается вдвое с ростом температуры на каждые 10 °С. Большинство организмов с помощью различных адаптаций в той или иной мере способно к терморегуляции, так что колебания внешней температуры внутри тела «сглаживаются» (гл. 19). В воде благодаря ее высокой теплоемкости эти колебания выражены слабее, поэтому водные местообитания в целом стабильнее по условиям, чем наземные.

Как и освещенность, температура местообитания зависит от географической широты, абсолютной высоты над уровнем моря, времени года и суток, а также от экспозиции участка. В обоих случаях важны также и локальные особенности, приводящие к формированию микроместообитаний с собственным микроклиматом. В его развитии важную роль играет растительность, причем в самых разных масштабах — под пологом леса, внутри кроны отдельного дерева, под розеткой листьев травянистого растения и т. п.

Влажность и соленость

Вода необходима для жизни и относится к основным лимитирующим факторам в наземных экосистемах. Она поступает в эти экосистемы из атмосферы в виде дождя, снега, града, росы, инея. Доступность ее на суше определяется обсуждавшимся выше **гидрологическим циклом**. Наземные растения обычно всасывают воду из почвы. Малое количество атмосферных осадков, интенсивный дренаж и сильное испарение могут по отдельности или в разных сочетаниях привести к пересыханию почвы, тогда как противоположные крайности чреваты ее постоянным переувлажнением.

В соответствии с устойчивостью к дефициту воды растения подразделяют на ксерофиты (высокая устойчивость), мезофиты (средняя устойчивость) и гигрофиты (низкая устойчивость к недостатку воды). Непосредственно в водоемах растут гидрофиты. Некоторые ксероморфные адаптации приведены в табл. 10.4 (подробнее см. в гл. 13 и 20). Животные, населяющие засушливые местообитания, также развили особые механизмы получения и запасания воды (см. гл. 20 и табл. 10.4).

Проблемы поддержания водного баланса у организмов, живущих в воде, связаны с ее соленостью, и в этом плане велика разница между морскими и пресноводными видами (гл. 20). Лишь немногие растения и животные способны выдержать сильные колебания солености, свойственные, например, эстуариям и соленым маршам. К числу таких животных относится улитка *Hydrobia ulvae*, выживающая в диапазоне концентраций хлорида натрия от 50 до 1600 ммоль/л. Соленость бывает важна и в наземных местообитаниях. Там, где количество испаряющейся воды превышает количество выпадающих атмосферных осадков, велик риск засоления почвы — проблема весьма серьезная на некоторых орошаемых землях.

Атмосфера

Атмосфера — одна из важнейших составляющих экосферы. Как и океаны, она пребывает в непрерывном движении. Массы воздуха перемещают-

Таблица 10.4. Адаптации растений и животных к засушливым условиям среды

	Примеры
Снижение потерь воды	
Редукция листьев до игл и шипов	Кактусы, молочайные, хвойные
Погруженные устьица	Сосна, песколюб (*Ammophila*)
Свертывание листьев в трубку	Песколюб (*Ammophila*)
Толстая восковидная кутикула	Листья многих ксерофитов; насекомые
Толстый стебель с высоким отношением объема к поверхности	Кактусы и молочайные
Опушенные листья	Многие альпийские растения
Сбрасывание листьев в засуху	*Fouquieria splendens*
Открывание устьиц ночью и закрывание днем	Толстянковые
Эффективная фиксация диоксида углерода ночью при частично открытых устьицах	C_4-растения, например кукуруза
Мочевая кислота в качестве азотсодержащего экскрета	Насекомые, птицы, некоторые рептилии
Длинная петля Генле в почках	Пустынные животные, например верблюды, тушканчиковые прыгуны
Термостойкость тканей, снижающая потоотделение или транспирацию	Многие пустынные растения; верблюды
Жизнь в норах	Многие мелкие пустынные животные, например тушканчиковые прыгуны
Дыхальца, прикрытые клапанами	Многие насекомые
Усиленное потребление воды	
Обширная поверхностная корневая система в сочетании с глубоко уходящими корнями	Некоторые кактусы, например *Opuntia*, и молочайные
Длинные корни	Многие альпийские растения, например эдельвейс (*Leontopodium alpinum*)
Подземные ходы к воде	Термиты
Запасание воды	
В слизистых клетках и клеточных стенках	Кактусы и молочайные
В специализированном мочевом пузыре	Чакская филломедуза (лягушка)
В виде жира (вода как продукт его окисления)	Тушканчиковые прыгуны
Физиологическая устойчивость к обезвоживанию	
Внешне полное высыхание, не ведущее к гибели	Некоторые эпифитные папоротники и плауновидные, многие моховидные и лишайники, осока вздутая (*Carex physodes*)
Значительное снижение массы с быстрым ее восстановлением при доступности воды	Дождевой червь (*Lumbricus terrestris*) (на 70%); верблюды (на 30%)
Избегание засушливого периода	
Переживание в виде семян	Эшшольция калифорнийская
Переживание в виде луковиц или клубней	Многие лилейные
Рассеивание семян, часть которых попадают в более благоприятные условия	
Избегающее поведение	Почвенные организмы, например клещи, дождевые черви
Спячка в слизистой капсуле	Дождевой червь; двоякодышащие рыбы

ся по механизму объемного потока за счет энергии, получаемой от Солнца.

В глобальном масштабе атмосферная циркуляция важна для распределения воды на планете: пар подхватывается ветром в одном месте и переносится в другое порой достаточно отдаленное, где конденсируется и выпадает в виде осадков. Одновременно распространяются и газы-загрязнители, выделяемые промышленными предприятиями, например диоксид серы. Растворяясь в дождевых каплях, диоксид серы дает серную кислоту и такие кислотные дожди могут про-

литься за много миль от индустриальных центров (разд. 10.8.1).

Ветер взаимодействует с другими средовыми факторами, влияя, например, на температуру, скорость испарения и транспирации. Иногда он оказывает непосредственное воздействие на организмы, в частности на деревья, которые на сильно продуваемых участках становятся карликовыми или приобретают фантастические искривленные формы. Местами важную роль в формировании биоты играют регулярные песчаные бури или бураны.

Ветер необходим для распространения спор и семян многих малоподвижных или прикрепленных организмов, например растений, грибов и некоторых бактерий. Он также влияет на расселение и миграцию животных, в частности пауков и летающих насекомых.

Топография

Топография местности обычно влияет на организмы опосредованно, взаимодействуя с другими абиотическими факторами, поскольку от нее сильно зависят микроклимат и развитие почвы. Так, для высокогорий характерны более низкая средняя температура и более широкая амплитуда ее суточных колебаний, большее количество осадков (в том числе и снега), более сильные ветра и более интенсивное солнечное излучение, ниже атмосферное давление. Все это влияет на растения и животных. В результате формируется вертикальная **зональность**, аналогичная широтной зональности (см. рис. 10.14 и разд. 10.6.4).

Горные цепи выполняют роль климатических барьеров. Поднимаясь по склону, воздух охлаждается, и содержащаяся в нем вода конденсируется, выпадая в виде осадков. В результате на подветренную сторону хребта воздух опускается обезвоженным — там в «дождевой тени» условия более сухие, что и определяет наличие разных экосистем по обе стороны горной цепи. Хребты служат также преградами для расселения и миграций организмов и могут выступать в роли изолирующих механизмов в процессе видообразования (гл. 26).

Другой важный фактор, связанный с топографией, — **экспозиция** местности. В Северном полушарии южные склоны лучше освещены и получают больше тепла, чем горизонтальное дно долин или участки, ориентированные на север (в Южном полушарии наблюдается обратная картина). Это сильно влияет на природную растительность и использование земель человеком.

И, наконец, важным топографическим фактором является крутизна склона. Для крутых

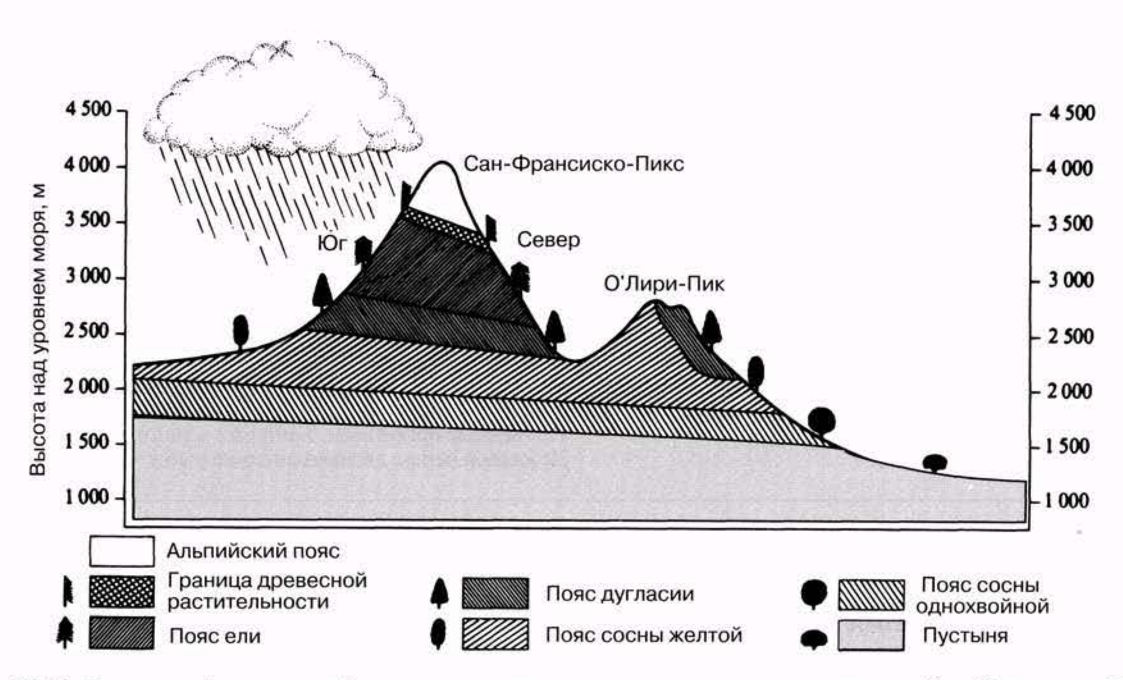


Рис. 10.14. Поясность (зональность) растительности на юго-восточном склоне массива Сан-Франсиско-Пикс в Аризоне. (Merriam (1890). С изменениями из: W. D. Billings (1972) Plants, man and the ecosystem, 2nd ed. Macmillan.)

склонов характерны быстрый дренаж и смывание почв, поэтому почвы здесь маломощные и более сухие с ксероморфной растительностью. Если угол превышает 35°, то почва и растительность обычно вообще не развиваются: любой незакрепленный материал с этих мест соскальзывает вниз.

10.5.2. Почва

Почва — это сложная система, состоящая из минерального и органического компонентов. Она служит субстратом для развития растений. Для успешного земледелия необходимо знать особенности и пути формирования почвы — это помогает повысить ее плодородие, т. е. имеет большое экономическое значение.

В состав почвы входят четыре основных компонента:

1) минеральное вещество;
2) органическое вещество;
3) воздух;
4) вода, которую правильнее называть **почвенным раствором**, поскольку в ней всегда растворены те или иные вещества.

Минеральное вещество почвы

Почва состоит из минеральных компонентов разного размера: камней, щебня и «мелкозема». Последний принято подразделять в порядке укрупнения частиц на глину, ил и песок. Механический состав почвы определяется относительным содержанием в ней песка, ила и глины.

Механический состав почвы сильно влияет на дренаж, содержание питательных веществ и температурный режим почвы, иными словами, структуру почвы с агрономической точки зрения. Средне- и мелкоструктурные почвы, такие как глины, суглинки и алевриты, обычно более пригодны для роста растений, так как содержат достаточно питательных веществ и способны лучше удерживать воду с растворенными в ней солями. Песчанистые почвы быстрее дренируются и теряют питательные вещества в результате выщелачивания, но их выгодно использовать для получения ранних урожаев; весной они быстрее, чем глинистые, просыхают и прогреваются. Присутствие камней, т. е. частиц диаметром более 2 мм, важно с точки зрения износа сельскохозяйственных орудий и влияния на дренаж. Обычно с увеличением содержания камней в почве уменьшается ее способность удерживать воду.

Органическое вещество почвы

Органическое вещество, как правило, составляет лишь небольшую объемную долю почвы, однако оно очень важно, поскольку определяет многие ее свойства. Это главный источник таких элементов питания растений, как фосфор, азот и сера; оно способствует формированию почвенных агрегатов, т. е. мелкокомковатой структуры, особенно важной для тяжелых почв, поскольку в результате повышаются водопроницаемость и аэрация; оно служит пищей для микроорганизмов. Органическое вещество почвы подразделяют на детрит, или мертвое органическое вещество (МОВ) и биоту.

Гумус (перегной) — это органический материал, образующийся при неполном разложении МОВ. Значительная часть его существует не в свободном виде, а связана с неорганическими молекулами, прежде всего с глинистыми частицами почвы. Вместе с ними гумус составляет так называемый поглощающий комплекс почвы, крайне важный почти для всех протекающих в ней физических, химических и биологических процессов, в частности для удерживания воды и питательных веществ.

Среди почвенных организмов особое место занимают **дождевые черви**. Эти детритофаги вместе с МОВ заглатывают большое количество минеральных частиц. Перемещаясь между разными слоями почвы, черви постоянно ее перемешивают. Кроме того, они оставляют ходы, облегчающие ее аэрацию и дренаж, улучшая тем самым ее структуру и связанные с ней свойства. Лучше всего дождевые черви чувствуют себя в нейтральной и слабокислой среде, редко встречаясь при pH ниже 4,5.

Почвенный воздух

Воздух заполняет «поры» в почве, т. е. промежутки между ее частицами и легко вытесняется оттуда водой. Другими словами, переувлажненная почва плохо аэрируется. Почвенный воздух отличается от атмосферного по нескольким важным параметрам, в частности он содержит больше диоксида углерода и водяного пара, но меньше кислорода.

Почвенный раствор

Присутствующая в почве вода содержит вещества, растворяющиеся по мере выветривания горных пород и минерализации МОВ. Существует непрерывный поток этих веществ из минеральной и органической частей почвы в **почвенный раствор**, а из него — в растения.

10.5.3. Биотические факторы

К биотическим факторам, влияющим на выживание и распространение организмов, относятся:

1. Внутривидовые взаимодействия, например конкуренция за пищу и территорию (разд. 10.7.4).
2. Межвидовые взаимодействия, например отношения хищник—жертва и паразит—хозяин, конкурентное исключение и разделение ресурсов (разд. 10.7.5);
3. Видоспецифический мутуализм, например взаимоотношения опылителей и распространителей семян со строго определенными растениями.

Однако, как показано в табл. 10.3, в глобальных масштабах основными биотическими факторами стали антропогенные, т. е. выживание большинства видов на Земле зависит сейчас от деятельности человека (разд. 10.8 и 10.9).

10.6. Экология сообществ (синэкология)

Сообщество — это совокупность взаимодействующих организмов или популяций, живущих в определенном местообитании. Оно представляет собой живую (биологическую) часть экосистемы и является динамической единицей с сетью энергетических потоков и обменом, или круговоротом веществ (разд. 10.3 и 10.4). Синэкология изучает взаимодействия между членами сообщества, т. е. конкуренцию, непосредственное поедание других организмов, в том числе и растений, а также мутуалистическое партнерство (разд. 10.7.5).

Структура сообщества зачастую очень сложна. Так, в лесу можно выделить множество экологических ниш и микроместообитаний с разделением пищевых и иных ресурсов по вертикальным ярусам (рис. 10.15) и по горизонтали (например, на почве под густыми кронами и в промежутках между ними).

10.6.1. Первичная и вторичная сукцессия

Все сообщества непрерывно изменяются. Эти изменения вызываются как внешними факторами, например климатическими флуктуациями, так и внутренними (биогенными) причинами, скажем, накоплением в среде МОВ. Временны́е масштабы изменений широко варьируют. Если внешние факторы остаются относительно стабильными, то сообщество будет развиваться от так называемого пионерного состояния (на голом грунте или в безжизненном водоеме) к зрелому, или **климаксному**. Климаксное сообщество считается самым сложным, неоднородным и продуктивным из всех устойчиво существующих в данных почвенно-климатических условиях[1]. Оно может циклически изменяться по сезонам или слегка флуктуировать, но в принципе остается стабильным, если не испытывает катастрофических по силе внешних воздействий типа извержения вулкана, пожара или интенсивного сведения лесов человеком. При таком вмешательстве от сообщества останутся лишь случайно выжившие организмы и МОВ, и начнется новая череда изменений, ведущая к восстановлению климакса.

Эти изменения протекают закономерно, вполне предсказуемо и называются **сукцессией**. Описанную для конкретных почвенно-климатических условий сукцессию называют **серией**, а сообщества, соответствующие разным ее стадиям, — **серийными**. В конечном итоге изменения приводят к климаксному состоянию. Если сукцессия начинается в среде, впервые ставшей доступной для заселения, то ее называют **первичной**, а если она развивается на месте уничтоженного внешним вмешательством сообщества, — **вторичной**.

Возможности для первичной сукцессии возникают довольно редко. Она идет, например, на обнажившейся из-под отступившего ледника горной породе, в образовавшемся при его таянии водоеме, или на острове, поднявшемся из моря в

[1] Здесь важно подчеркнуть слово «устойчиво», поскольку на промежуточных этапах сукцессии могут формироваться более богатые виды и более продуктивные сообщества (например, мелколиственные леса при возобновлении ельников), но такие сообщества рано или поздно уступят место другим. — *Прим. перев.*

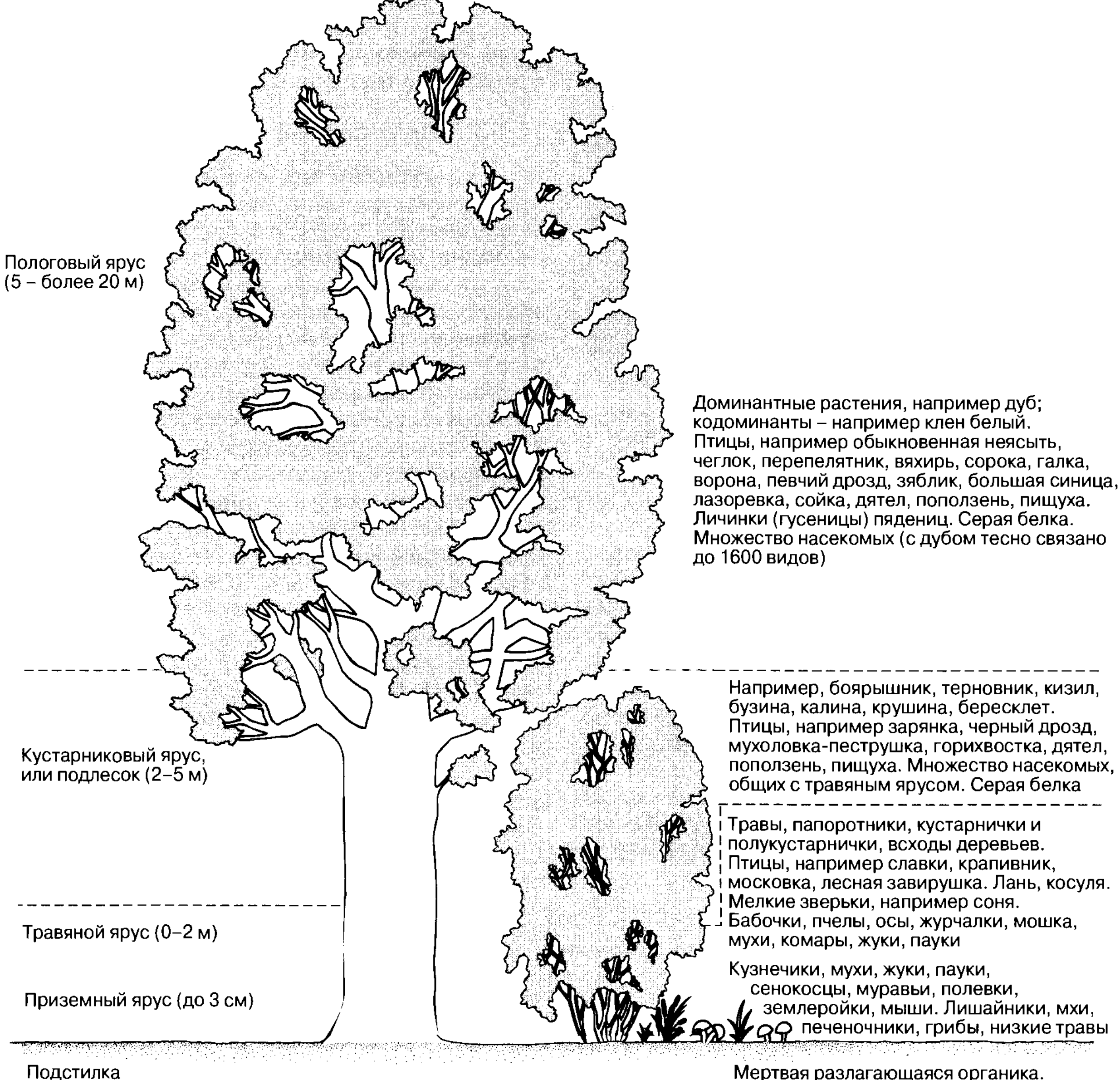


Рис. 10.15. *Ярусная структура сообщества типичного листопадного леса. Следует отметить, что некоторые животные перемещаются между ярусами. Например, серая белка ищет корм на земле, а спит, размножается и перемещается на большие расстояния в пологе. Птицы могут гнездиться в одном ярусе, а кормиться в другом; например, обыкновенная неясыть ловит зверьков в травяном и приземном ярусах, а гнездо вьет в пологе. Мертвой древесиной кормится более 200 видов животных, а фекалиями — более 300 видов.*



Рис. 10.16. Закустаривание равнинного верещатника на юго-востоке Англии. Существовавший здесь в прошлом климаксный лес был вырублен, на его месте несколько столетий пасли овец и крупный рогатый скот, а потом пастбище перестали использовать.

результате подводной вулканической деятельности (например, на острове Суртсей, возникшем около Исландии в 1963 г.). Вторичная сукцессия идет повсеместно. Широко распространенные ее примеры — зарастание пастбищ кустарником (рис. 10.16), развитие залежей на заброшенных полях, возобновление лесов после вырубок. Если вмешательство человека привело к формированию устойчивого сообщества, отличного от климаксного, то его называют **плагиоклимаксом**, а сукцессию **подавленной**. Однако при устранении сдерживающих факторов, например выпаса скота или регулярного выжигания растительности, процесс рано или поздно, но неизбежно возобновится. Это важно учесть, если ставится вопрос о сохранении антропогенных сообществ.

10.6.2. Ход сукцессии

Процесс сукцессии легче всего проиллюстрировать, начиная с участка голой скалы. Эта среда непригодна для жизни большинства организмов. Очевидно, что первыми ее должны заселить, неприхотливые автотрофы, обладающие к тому же эффективными механизмами расселения, обеспечивающими поступление их зачатков (диаспор) из другого местообитания. К таким организмам (их называют пионерными) относятся некоторые лишайники, водоросли и цианобактерии. Заселяя горную породу, они выделяют растворяющие ее вещества, что обеспечивает эти организмы необходимым минеральным питанием и способствует выветриванию, т. е. дальнейшему разрушению субстрата. Отмирая, первопоселенцы превращаются в МОВ, скапливающееся в небольших углублениях и трещинах скал и служащее пищей для детритофагов. С поселением этих последних начинается образование почвы, содержащей питательные вещества, доступные для растений. Растения колонизируют местообитание в определенной последовательности. Сначала появляются устойчивые к широкому диапазону условий виды с распространяющимися на дальние расстояния семенами. Они называются **генералистами** или **оппортунистами**.

Таблица 10.5. Изменения в экосистеме во время типичной вторичной сукцессии

Параметр	*Стадии развития экосистемы* ранняя (незрелая)	поздняя (зрелая)
Отношение валовой продукции к расходам на дыхание (P/R)	Высокое (>1)	Близкое к 1
Пищевые цепи	Линейные, с преобладанием фитофагов	Сетчатые, с преобладанием детритофагов
Общий запас органического вещества (биомасса)	Небольшой	Большой
Видовое разнообразие	Низкое	Высокое*
Структура сообщества	Простая	Сложная (ярусность, обилие микроместообитаний)
Специализация видов	Широкая	Узкая
Размеры организмов	Мелкие	Крупные
Стратегии использования ресурсов	Оппортунистические	Специализированные

* В большинстве случаев пик видового богатства растений, а иногда и животных, соответствует доклимаксной стадии.

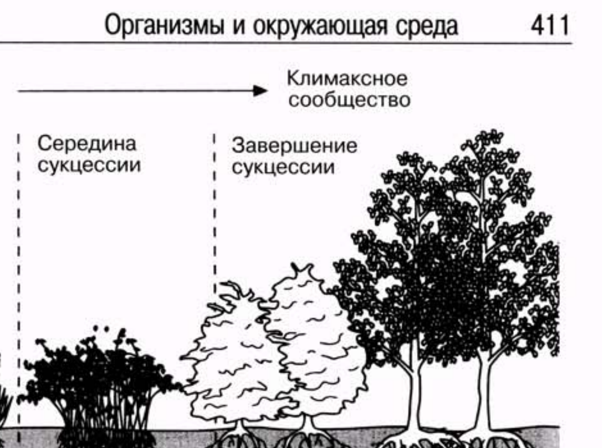


Рис. 10.17. Обобщенная схема серии, на которой показаны характерные изменения растительности в ходе сукцессии.

Каждый новый организм способствует накоплению в экосистеме биомассы и детрита, а, следовательно, облегчает поселение следующих колонистов. Постепенно в ней появляются относительно требовательные к среде, но зато более долговечные и конкурентоспособные виды.

В ходе сукцессии все большая доля питательных веществ оказывается связанной в составе биомассы сообщества, при этом абиотический компонент экосистемы становится беднее этими веществами. Количество образующегося детрита также увеличивается и постепенно роль основных консументов начинают играть детритофаги, оттесняющие фитофагов на второй план. Соответственно перестраиваются пищевые сети и детрит становится основным источником питательных веществ. Эти и другие сукцессионные тенденции обобщены в табл. 10.5.

Сукцессия — наглядный пример изменения организмами среды своего обитания и создания условий для поселения других видов. По мере развития растительности открываются все новые ниши для фитофагов, консументов второго порядка и детритофагов, пока, наконец, не сформируются сложное сообщество и новая экосистема. Схематически этот процесс представлен на рис. 10.17.

> ***10.13.*** *Какие факторы влияют на численность и разнообразие видов, достигающих определенной местности?*

На поздних стадиях сукцессии в формировании структуры сообщества главную роль начинают играть биотические взаимодействия, которые становятся более сложными (разд. 10.7.5), что неудивительно, поскольку возрастает видовое разнообразие. Так, дождевые тропические леса, относящиеся к древнейшим климаксным экосистемам, славятся многочисленностью своих видов и высочайшей специализацией их взаимоотношений.

Приведенная схема сукцессии представляет собой идеальную картину для наземной среды. В реальной жизни этот процесс часто идет не так закономерно и гладко. Многое зависит от доступности диаспор пионерных видов. Особенно сложная картина наблюдается в ходе вторичной сукцессии, где ранние колонисты обычно вынуждены сразу же взаимодействовать с видами поздних серийных сообществ, развивающимися из сохранившегося в почве запаса семян и вегетативных органов.

Для климаксного сообщества часто характерен единственный доминантный вид или несколько кодоминантных видов. Термин «доминирование» в экологии довольно субъективен и обычно обозначает вид с максимальной суммарной биомассой или продуктивностью, хотя учитываются и абсолютные размеры отдельных особей.

Временные рамки сукцессии, а, следовательно, и степень зрелости сообщества, определить очень трудно. Первые ее стадии могут проходить очень быстро, а затем процесс часто замедляется, в частности из-за отсутствия в окрестностях позднесукцессионных видов. Например на оставленной ледником голой морене хорошо развитые почва и растительность наблюдаются через 30–70 лет, но сказать, климакс это или нет, затруднительно. Некоторые экологи вообще считают, что, поскольку климат планеты непрерывно меняется, не может быть и соответствующей ему конечной стадии развития экосистемы, т. е. оптимальное стабильное климаксное сообщество должно постоянно меняться. Иными словами, мы как наблюдатели этого процесса гораздо лучше осведомлены о ранних стадиях сукцессии, чем о тех изменениях, которые могут произойти через 200–300 лет, что соответствует продолжительности жизни некоторых деревьев, которые во многих наземных экосистемах определяют структуру климаксного сообщества.

10.6.3. Применение сукцессионных закономерностей к рекультивации земель

Скорость сукцессии может быть очень важна с практической, т. е. экономической, точки зрения. Отвалы горнодобывающих предприятий, железнодорожные насыпи и обочины дорог — только три примера мест, где желательна быстрая колонизация грунта растениями для его стабилизации. В случае горнодобывающих предприятий важна также рекультивация земли, т. е. повышение эстетической ценности ландшафта и по возможности восстановление плодородного почвенного слоя. Некоторые отвалы заселяются растениями очень быстро. Например, в заброшенных каолиновых карьерах деревья развиваются за 10–20 лет и одновременно формируется круговорот азота, необходимый для поддержания лесного покрова. Последний момент очень важен. Он означает, что рекультивация таких мест может происходить практически без участия человека. Обычно необходим лишь исходный посев травосмеси с бобовыми в качестве азотфиксаторов, а дальше растительность восстанавливается самостоятельно.

Другие отвалы, например терриконы вокруг угольных шахт, рекультивировать труднее. Часто их грунт очень кислый, а иногда и загрязнен тяжелыми металлами. Естественная сукцессия будет идти здесь очень долго, поскольку слишком мало организмов способны прижиться в таких условиях. Приходится ускорять ее разными способами. Отвал разравнивают, кислотность снижают известкованием, внося в грунт практически отсутствующую там органику или покрывают его слоем почвы (последнее очень дорого). Органическое вещество улучшает водоудерживающую способность почвы, связывает токсичные тяжелые металлы, служит буфером, снижающим колебания pH, и пищей для дождевых червей. Дождевые черви перемешивают формирующуюся почву и улучшают ее аэрацию. В качестве дешевой мелиорирующей органики часто можно использовать хозяйственные отходы, например ил со станций очистки канализационных стоков, измельченный бытовой мусор, навоз, опилки и т. д.

10.6.4. Зональность

Внутри любого сообщества в любой данный момент времени виды распределены в соответствии с необходимыми им абиотическими условиями. Иными словами, в распределении видов наблюдается **зональность**, или **поясность**. Наглядный пример — распределение водорослей и животных на каменистом морском побережье от зоны заплеска волн (супралиторали) через приливно-отливную полосу (литораль) до никогда не обнажающегося дна (сублиторали). Физические параметры, прежде всего продолжительность контакта с воздухом (обсыхания) во время отлива, при переходе от суши к морю плавно меняются, что отражается на видовом составе сообществ. Этот тип зональности подробно рассмотрен в разд. 11.4. Другой хороший пример — смена высотных поясов при подъеме в горы (рис. 10.14). Внешне зональность может напоминать смену сукцессионных стадий и в ряде случаев, скажем в контактной полосе между лесом и залежью, ей соответствует. Следует, однако, осознавать основополагающее различие между

зональностью и сукцессией: в случае зональности наблюдается пространственная смена видов, а в случае сукцессии — временна́я.

10.7. Популяционная экология

Популяцию можно определить как группу организмов одного вида, живущих в одном месте, спаривающихся между собой и в определенной степени изолированных от аналогичных групп географическими барьерами. Например, косули в окруженном полями лесном массиве, лягушки в конкретной горной долине или форели в одном озере представляют отдельные популяции. Популяционные исследования — это не просто подсчет особей того или иного вида в данном местообитании и в данный момент времени. Важнее знать 1) как растет численность популяции; 2) каким образом численность популяции поддерживается на определенном уровне и 3) как и почему снижается численность популяции. Изучение этих вопросов называется **популяционной динамикой**. Обычно анализируются такие показатели группы организмов, как ее плотность, рождаемость, смертность, выживаемость, возрастная структура, миграции и формы роста численности. На основе этих данных строятся различные кривые. Взаимодействия популяций между собой в ходе конкуренции, хищничества и паразитизма не только регулируют их размеры, но и влияют на структуру всего сообщества.

10.7.1. Рождаемость и смертность

Размеры популяции могут увеличиваться в результате **иммиграции** особей извне и размножения ее членов на месте. У млекопитающих **рождаемость** определяют как число потомков, приходящихся на 1 самку в единицу времени (обычно — год).

Сокращаться популяция может в результате эмиграции и смерти особей. **Смертность** в популяционной биологии выражают числом погибших особей на сто или тысячу особей в год.

10.7.2. Кривые выживания

Процент особей, погибающих, не достигнув репродуктивного возраста (**перепродуктивная смертность**), — один из ключевых факторов, определяющих размеры популяции, и для данного вида варьирует гораздо сильнее, чем рождаемость. Численность многих популяций практически не меняется многие годы. В этом случае у каждой пары самец–самка до репродуктивного возраста доживают в среднем два потомка.

10.14. *Приведенные ниже данные – среднее число оплодотворенных яйцеклеток, продуцируемых одной самкой на протяжении всей ее жизни (плодовитость).*

Устрица	*100 млн.*	*Мышь*	*50*
Треска	*9 млн.*	*Колючая акула*	*20*
Камбала	*350 000*	*Пингвин*	*8*
Лосось	*10 000*	*Слон*	*5*
Колюшка	*500*	*Англичанка викторианской эпохи*	*10*
Пяденица зимняя	*200*		

а) Если размеры всех этих популяций остаются стабильными, то сколько размножающихся потомков в среднем должна давать каждая самка?

б) Для каждого вида запишите число оплодотворенных яйцеклеток, которые должны погибнуть, не давая размножающихся особей, если популяция остается стабильной. Выразите это число в процентах к общему числу оплодотворенных яйцеклеток. Это соответствует перепродуктивной смертности.

в) Попытайтесь объяснить, почему по данным таблицы, плодовитость колюшки и колючей акулы настолько ниже, чем у других рыб.

(Из Open University, S100, Unit 20, Species and Populations, p. 26.)

Если взять за точку отсчета численность появившихся на свет особей, а затем отмечать через определенные интервалы времени, сколько из них осталось в живых, то получим **кривую выживания**. По оси ординат такого графика можно откладывать как абсолютные величины, так и процентные доли.

$$\frac{\text{Число выживших особей}}{\text{Исходное число}} \times 100\%$$

Кривые выживания разных видов неодинаковы. Некоторые типичные формы графиков приведены на рис. 10.18.

Большинству животных и растений свойст-



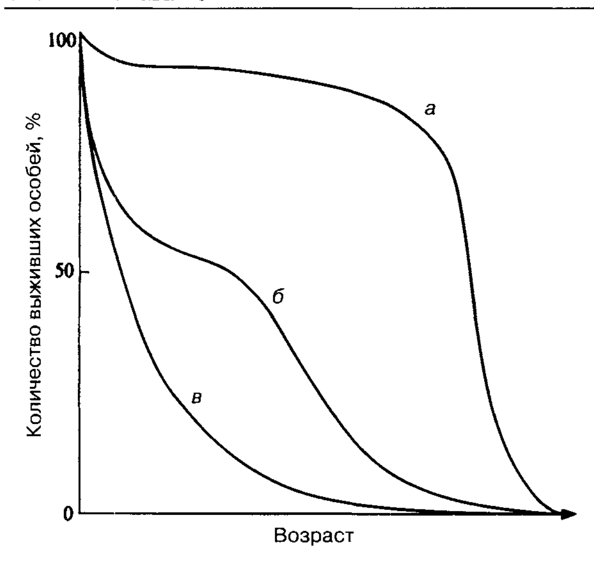


Рис. 10.18. Три типа кривых выживания. Объяснения см. в тексте.

венно так называемое старение, т. е. постепенное снижение приспособленности после достижения половозрелого возраста. По мере старения вероятность гибели особи в очередной временной интервал постоянно возрастает. Непосредственные причины гибели могут быть разными, но ее основная причина — снижение устойчивости к внешним факторам, в частности болезням.

Кривая *а* на рис. 10.18 соответствует почти идеальной ситуации, при которой главная причина гибели особи — старение. Такой график можно получить также для однолетней культуры, например пшеницы — почти все растения доживают до осени, а потом одновременно плодоносят и отмирают.

Кривая *б* соответствует ситуации, когда смертность особенно высока в ранний период жизни особей. Это наблюдается, например, у горных баранов и людей в слаборазвитых странах с плохим медицинским обслуживанием и дефицитом питания. **Кривая** *в* отражает не зависящую от возраста смертность, равную 50% для любого временнóго интервала. В этом случае гибель особей происходит в основном случайно еще до того, как станут очевидными признаки старения и не связана с внутренней устойчивостью особей к внешним факторам. Сходную кривую можно получить, например, для пресноводной гидры, молодь которой не подвержена особому риску по сравнению с другими возрастными группами. Однако у большей части беспозвоночных и растений кривая выживания, хотя и соответствует в целом типу *в*, требует поправки на повышенную уязвимость неполовозрелых стадий, т. е. правая часть графика должна идти вниз более круто.

10.15. *Каким популяциям на рис. 10.18 – а или б – требуется более высокая скорость размножения для сохранения стабильной численности? Объясните свой ответ.*

По кривым выживания можно определить смертность разных возрастных групп, т. е. определить, какие стадии их жизни наиболее уязвимы. Выявив факторы, вызывающие гибель на этих стадиях, нетрудно понять, как регулируется численность популяции.

10.16. *Для нерки в водоемах Канады получены следующие усредненные данные. Каждая самка осенью выметывает в углубление на галечном дне реки 3200 икринок. На следующую весну в озеро рядом с нерестилищем приплывает 640 мальков, выклюнувшихся из этой икры. Они дают 64 смолта (рыбки-серебрянки более старшего возраста), отправляющихся через год из озера в море. Спустя 2,5 года от этих смолтов остаются две взрослые особи (самец и самка), которые возвращаются в родную реку, нерестятся и сразу же погибают. Рассчитайте процентную смертность нерки для следующих периодов ее жизни:*

а) от момента нереста до миграции мальков в озеро через полгода;

б) от попадания малька в озеро до выхода оттуда смолтов через 12 мес;

в) от покидания озера смолтами до возвращения взрослых рыб на нерестилище через 30 мес.

Постройте кривую выживания нерки в этой водной системе (процент выживших в зависимости от возраста). Какова препрепродуктивная смертность этого вида?

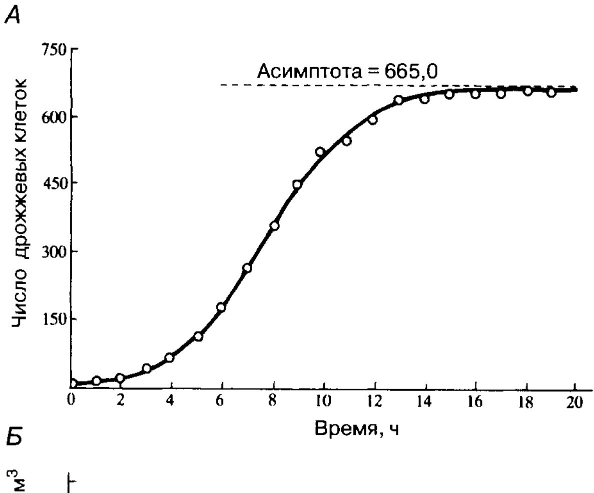
(Из Open University, S100, Unit 20, Species and Populations, p. 71.)

10.7.3. Увеличение размеров (рост) популяции и кривые роста

Процессы увеличения и уменьшения размеров популяции подчиняются определенным законам. Увеличение размеров определяется **репродуктивным (биотическим) потенциалом** организмов и **сопротивлением среды**. Максимальный репродуктивный потенциал — это теоретическая скорость размножения при неограниченной доступности ресурсов среды. Он зависит от возрастной структуры популяции и соотношения в ней самцов и самок (в случае полового размножения).

Сопротивление среды соответствует всей совокупности лимитирующих (т. е. ограничивающих возможности организмов) биотических и абиотических факторов, которые препятствуют реализации максимального репродуктивного потенциала. Сюда относятся как внешние по отношению к популяции воздействия (хищничество, доступность пищи, тепло, свет, пространство и т. п.), так и ее внутренние регулирующие механизмы, например внутривидовая конкуренция и территориальность. Все эти факторы связаны механизмами отрицательной обратной связи. Например дефицит какого-либо ресурса (скажем, пищи) обостряет внутривидовую конкуренцию, а это сокращает популяцию, приводя к тому, что его снова хватает всем выжившим.

Равновесие между биотическим потенциалом и сопротивлением среды соответствует так называемой **несущей емкости среды**, т. е. количеству особей данного вида, способных выжить при существующей доступности ресурсов.



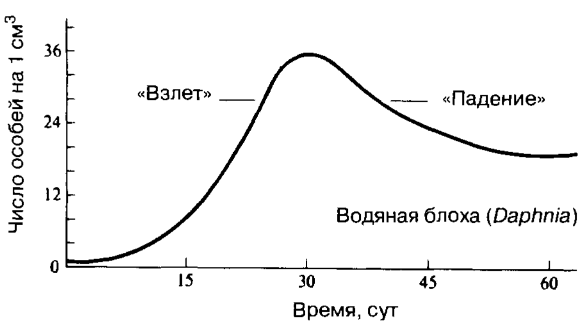


Рис. 10.19. *Типы кривых роста популяции. А. Сигмоидная (S-образная) кривая роста культуры дрожжей. Простой случай, когда сопротивление среды (здесь — накопление метаболитов, выделяемых самими организмами) прямо пропорционально плотности популяции. Б. Кривая, соответствующая росту популяции дафнии (водяной блохи) в культуре. Такая форма соответствует периодам «взлета» и «падения» популяционной плотности.*

Кривые роста

Выделяют две основные формы кривых роста — чисто экспоненциальную (J-образную) и сигмоидную (S-образную).

Сигмоидная, или **S-образная**, кривая описывает ситуацию, при которой в новом для популяции местообитании ее плотность сначала возрастает медленно (лаг-фаза, соответствующая периоду адаптации к условиям), а затем быстро, почти экспоненциально. По прошествии некоторого времени скорость роста замедляется и становится в конечном итоге нулевой: рождаемость полностью уравновешивается смертностью (рис.10.19, *А*). Говорят, что кривая выходит на плато. Замедление роста популяции объясняется увеличением внутривидовой конкуренции за ресурсы, например пищу или места гнездования. В результате по механизму отрицательной обратной связи повышается смертность особей и замедляется их размножение (меньший процент спаривающихся животных, рост числа вызванных стрессом выкидышей и т. п.). Другими словами, растущее сопротивление среды уравновешивает биотический потенциал.

Такой тип популяционного роста называют **зависимым от плотности**, поскольку для данного набора ресурсов скорость роста определяется числом особей в ограниченном пространстве, занимаемом популяцией. Обилие организмов, соответствующее выходу кривой на плато (нулевая скорость роста), — это максимальная **несущая емкость среды** для данного вида.

S-образные кривые роста численности свойственны популяциям многих микроорганизмов, растений и животных как в лабораторных, так и в полевых условиях. Наглядным примером может служить рост бактерий на свежей культуральной среде (рис. 12.8). S-образный рост численности фитопланктона может наблюдаться весной в озерах и океанах. Он наблюдается также у насекомых (например, мучных хрущаков) и клещей, интродуцированных в новое местообитание с изобилием пищи и отсутствием хищников.

Экспоненциальный рост без выхода на плато **(J-образная кривая)** соответствует ситуации, при которой после начального адаптационного периода (лаг-фазы) численность особей резко возрастает, но затем рост *внезапно* прекращается, когда начинает проявляться отсутствовавшее прежде сопротивление среды (рис. 10.19, *Б*). Такой рост популяции называют **независимым от плотности**, поскольку он ничем не сдерживается до последнего момента, за которым следует массовая гибель особей. Эта гибель в свою очередь может вызываться либо наступлением неблагоприятного сезона, либо окончанием сезона размножения самих организмов или их основных жертв. Иногда гибель запрограммирована в жизненном цикле особей на момент, непосредственно следующий за размножением (у однолетних растений, лососевых), или вызывается внешним вмешательством, например инсектицидной обработкой посевов для уничтожения насекомых-вредителей. В целом для таких популяций типичны циклические «взлеты» и «падения» численности (демографические взрывы и катастрофы), наблюдаемые, скажем, у некоторых прожорливых насекомых-фитофагов или связанные с водорослевыми «цветениями».

10.7.4. Внутривидовые факторы, влияющие на размеры популяции

После того как популяция закончила начальную фазу роста, численность ее продолжает колебаться с течением времени. Эти колебания отражают непостоянство средовых факторов, в том числе климатических (температура), наличия пищи, активности хищников. Иногда эти колебания происходят регулярно и тогда их называют **циклами**.

Размеры популяций могут меняться в результате изменений таких параметров, как рождаемость и смертность. Факторы, обусловливающие эти изменения, часто действуют более эффективно при увеличении плотности популяции. Следовательно, эти факторы зависят от плотности. Истощение пищевых запасов и усиливающееся хищничество совершенно очевидно влияют на смертность. Рождаемость регулируется более тонкими механизмами и может, кроме того, зависеть от **территориального поведения** и физиологических эффектов **перенаселения**.

Территориальное поведение

Территориальное поведение, или территориальность, наблюдается у разнообразных животных, в том числе у некоторых рыб, рептилий, птиц, млекопитающих и общественных насекомых. Особенно хорошо территориальность изучена у пернатых. Либо один самец, либо размножающаяся пара устанавливает границы своей гнездовой территории, на которую не пускает других особей своего вида. Сигнал о том, что «место занято» обычно подается особой песней или угрожающей позой, например демонстрацией красной грудки у зарянок. Нарушитель границы обычно отступает, иногда после короткого «ритуального боя», в котором никто из конкурентов серьезно не страдает. У одного и того же вида территории почти или совсем не перекрываются, а если они являются к тому же «кормовыми», то обеспечивают достаточным количеством пищи гнездящуюся пару и ее выводок (рис. 10.20). По мере роста популяции территории обычно сокращаются, и птенцов выживает меньше. В конечном итоге некоторые взрослые птицы уже не находят для себя адекватного по условиям

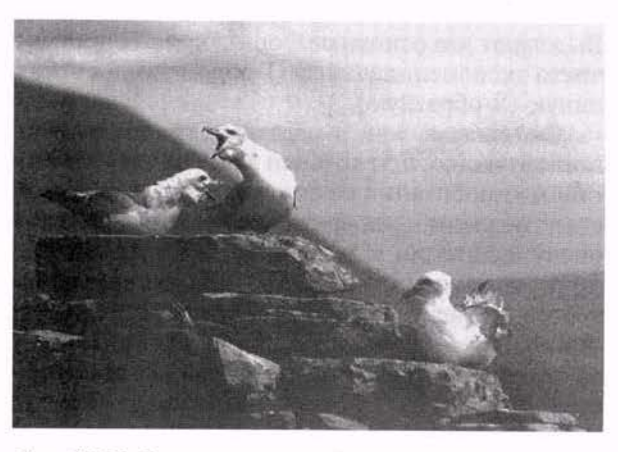


Рис. 10.20. Территориальная демонстрация.

участка и в результате не размножаются. Таким образом, численность популяции регулируется пространственными взаимодействиями ее членов.

Перенаселение

Еще один фактор, способный влиять на рождаемость, — перенаселение. Лабораторные эксперименты показывают, что при повышении плотности популяции плодовитость крыс снижается даже при изобилии корма. Дело в том, что животные начинают испытывать стресс, приводящий к выбросу определенных гормонов, которые влияют на репродуктивное поведение. Распространяются такие явления, как неспособность к спариванию, бесплодие, выкидыши и поедание приплода родителями, а забота о потомстве ослабевает. Детеныши раньше покидают гнездо, а в результате их шансы на выживание снижаются. Растет также агрессивность животных. Такие закономерности характерны для целого ряда млекопитающих и вполне могут действовать не только в лабораторных, но и в естественных условиях. Сходный тип регуляции численности наблюдается, например, в природных популяциях полевок.

Среди зависимых от плотности факторов, влияющих на размеры популяции, следует упомянуть и расселение (эмиграцию). Например, при высоком обилии тлей не только падает скорость их размножения, но и повышается доля крылатых особей, перелетающих на другие кормовые растения.

Некоторые факторы, регулирующие размеры популяций, скажем, климатические, обычно считаются независимыми от плотности, однако они неизбежно взаимодействуют с зависимыми от плотности влияниями (к примеру, погодные условия отражаются на доступности корма). Поэтому, хотя методологически проводить различие между двумя типами факторов полезно, не следует их противопоставлять друг другу.

10.7.5. Межвидовые взаимодействия, влияющие на размеры популяций

Исследования популяционной динамики в природных условиях редко удается ограничить пределами одного вида, поскольку он практически всегда взаимодействует с другими видами. Такие взаимодействия называют **межвидовыми**. Между организмами, относящимися к разным трофическим уровням, действуют отношения хищник–жертва и паразит–хозяин. Возможны и более тонкие взаимосвязи, приносящие выгоду одному или сразу обоим партнерам, — комменсализм и мутуализм. На одном и том же трофическом уровне возможна **межвидовая конкуренция**, например за пищу и пространство. Иногда она приводит к разделению ресурсов.

Отношения хищник–жертва

Простая модель таких взаимоотношений хорошо иллюстрируется лабораторным экспериментом с двумя видами клещей — хищником *Typhlodromus* и фитофагом *Eotetranychus*. На рис. 10.21 показаны циклические колебания их численности, несколько не совпадающие по фазе.

Объясняются эти кривые легко: рост числа жертвы, т. е. корма, приводит к усиленному размножению его потребителей — хищников («демографическому взрыву»). Это в свою очередь усиливает гибель фитофагов и вызывает их «демографическую катастрофу», за которой неизбежно следует гибель от бескормицы и хищников. Цикл считается завершенным, когда сниженное число хищников позволяет популяции жертвы снова расти. Каждый такой цикл, очевидно, охватывает несколько поколений.

Хотя хищничество — лишь один из факторов, регулирующих размеры популяций, его важная роль несомненна. Некоторые данные о его значе-

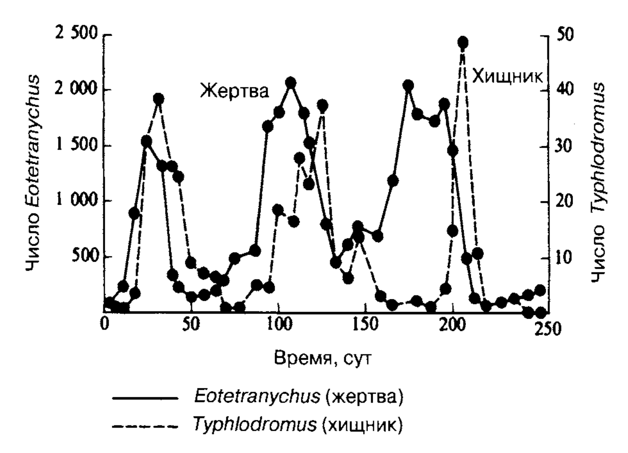


Рис. 10.21. Колебания численности популяций хищного клеща Typhlodromus и его жертвы — растительноядного клеща Eotetranychus в лабораторных условиях. (Из M. K. Sands (1978) Problems in ecology, Mills, Boon Limited.)

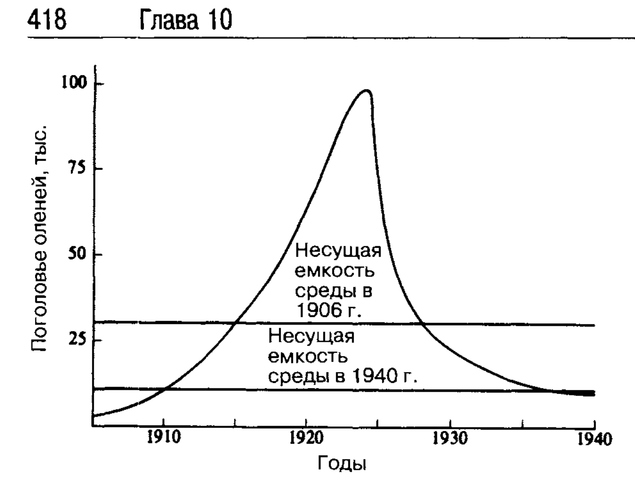


Рис. 10.22. Кривая роста популяции оленей на плато Кейбаб после истребления там хищников.

нии и благоприятном воздействии на популяции жертв в долгосрочной перспективе получены на плато Кейбаб в Аризоне. В 1906 г. там был создан заповедник, и, чтобы сохранить в нем популяцию оленей, в течение следующих 30 лет проводился отстрел его главных врагов — пум, волков, и койотов. До 1906 г. популяция оленей была стабильной (примерно 4000 голов), а затем, как показано на рис. 10.22, произошел ее демографический взрыв, приведший к превышению «емкости» наличных пастбищ (по оценкам, она соответствовала примерно 30 000 голов). Численность оленей росла до 1924 г. экспоненциально, не выходя на плато, и достигла, по учетным данным, 100 000 особей. Затем недостаток корма и болезни привели к демографической катастрофе. Вместе с тем перевыпас снизил продуктивность пастбищ, и, несмотря на резкое падение нагрузки, их емкость так и не вернулась к уровню 1906 г., составив в конечном итоге 10 000 голов.

Отношения паразит–хозяин

Некоторые изученные популяции паразитов и их хозяев (например, при паразитировании одних насекомых на других) демонстрируют сходные, но слегка не совпадающие по фазе циклы.

Межвидовая конкуренция

Конкуренция между популяциями внутри экосистемы может происходить за любые доступные ресурсы — пищу, свет, пространство, убежище и т. п. Если два вида располагаются на одном трофическом уровне и питаются одними и теми же организмами (растительными или животными), то они скорее всего будут конкурентами. С течением времени может произойти пищевая специализация одного или обоих этих видов, так что в рамках одного трофического уровня они займут разные ниши. Этот процесс, сводящий к минимуму конкуренцию, называется разделением ресурсов (см. ниже). Если конкуренты занимают одну и ту же нишу, или ниши сильно перекрываются, то возможны два исхода: либо установится равновесие по типу «боевой ничьей», либо популяция одного из видов окажется менее конкурентоспособной и постепенно снизит свою численность вплоть до полного исчезновения (вымирания). Последний вариант называется **конкурентным исключением**.

В природных условиях межвидовую конкуренцию изучать сложно, но ее существование было подтверждено классическими работами русского биолога Г. Ф. Гаузе, в 1934 г. работавшего с несколькими видами инфузорий рода *Paramecium*. Некоторые из его результатов проиллюстрированы на рис. 10.23.

10.17. *Изучив рис. 10.23, ответьте на следующие вопросы:*

а) какой тип кривой роста популяции характерен для видов, находящихся в изоляции друг от друга?

б) за какие ресурсы могут конкурировать эти два вида в смешанной культуре?

в) какие факторы обеспечивают P. aurelia конкурентное преимущество над P. caudatum?

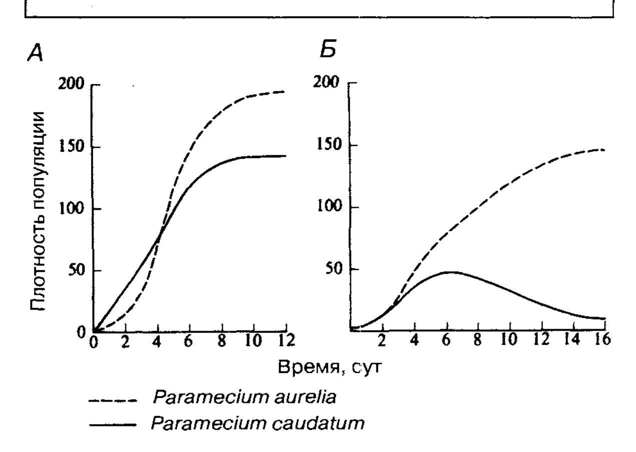


Рис. 10.23. Рост численности популяций двух видов Paramecium: А — при раздельном культивировании; Б — в смешанной культуре.

Когда виды *P. aurelia* и *P. caudatum* живут вместе, первый из них питается активнее, в результате чего через пять суток численность *P. caudatum* начинает снижаться, а спустя примерно 20 суток этот вид полностью исчезает из смешанной культуры («вымирает»). Это и есть так называемое конкурентное исключение. Однако популяция *P. aurelia* достигает стационарной фазы роста медленнее, чем в изоляции, так что тоже страдает от конкуренции, несмотря на свои преимущества. Это помогает объяснить давление отбора, заставляющее оба вида разделять ниши. В природных условиях полного вымирания менее конкурентоспособного вида обычно не происходит, вид просто становится редким.

Принцип конкурентного исключения, или **принцип Гаузе**, с тех пор был подтвержден в экспериментах на различных животных и растениях, например в смешанных культурах разных видов ряски (*Lemna*).

Изучение конкурентного исключения в природных популяциях затрудняется из-за большого числа взаимодействующих видов, а также из-за колебаний таких переменных, как температура, влажность и доступность пищи, что неизбежно отражается на относительной конкурентоспособности рассматриваемых организмов и не позволяет установиться устойчивому равновесию.

Большое внимание привлекает особая форма конкуренции, связанная с выделением некоторыми видами органических веществ, замедляющих рост других организмов. У растений это взаимодействие называется аллелопатией. Такая химическая борьба особенно развита среди микроорганизмов, выделяющих различные антибиотики и ингибиторы роста, чтобы «приватизировать» питательный субстрат. Хорошо известный пример — пенициллин, образуемый плесневыми грибами рода *Penicillium* и подавляющий развитие грамположительных бактерий (разд. 12.11.1).

Разделение ресурсов

Чем более специализированную экологическую нишу занимает организм, тем меньше у него шансов встретить серьезных конкурентов. В давно сложившихся, богатых видами сообществах эволюция (коэволюция) привела к **разделению ресурсов** (ниш), т. е. к специализации его членов на использовании ресурсов, в которых по тем или иным причинам слабо нуждаются другие. Это повышает как устойчивость экосистемы, так и ее продуктивность.

Разделение ресурсов происходит разными путями, например за счет:

1) морфологической и поведенческой специализации на питании только определенным типом корма; так, клювы разных птиц своей формой адаптированы к ловле на лету насекомых, долблению стволов, раскалыванию орехов, разрыванию мяса и т. д.;
2) разделения местообитания по вертикали (стратификации, см. рис. 10.15): одни виды живут в пологе леса, другие в лесной подстилке;
3) разделения местообитания по горизонтали, т. е. распределения по разным микроместообитаниям — ложбинам, кочкам, прогалинам и т. д.

Однако, несмотря на тенденцию каждого вида к специализации, некоторое перекрывание ниш и связанная с этим межвидовая конкуренция все равно сохраняются.

10.8. Влияние человека на экосистемы

Еще 10 000 лет назад экосистемы эволюционировали в соответствии с изменениями абиотических факторов, независимо от деятельности человека (антропогенных влияний). По мере развития технологии люди все больше влияли на окружающую среду. Эта тенденция стала особенно явной за последние 200 лет: повсеместная индустриализация привела к потенциально опасному даже для нас самих загрязнению среды.

В широком смысле **загрязнение** можно определить как поступление в местообитание такого количества вещества или энергии, которое отрицательно сказывается на выживании биоты. Загрязнитель действует на организмы прямо или косвенно — путем изменения абиотических факторов и легко переносится между разными компонентами экосистемы.

10.8.1. Загрязнение воздуха

Еще сравнительно недавно загрязнение воздуха считалось локальной проблемой крупных горо-

дов и промышленных центров. Сейчас понятно, что атмосферные загрязнители распространяются на огромные расстояния, причиняя ущерб окружающей среде далеко от источника выброса. Таким образом, борьба с ними стала глобальной задачей, требующей международного сотрудничества. К важным загрязнителям воздуха относятся антропогенные газы: хлорфторуглероды (ХФУ), диоксид серы (SO_2), углеводороды (УВ) и оксиды азота (NO_x). Одной из форм загрязнения можно считать вызванное человеком повышенное содержание в атмосфере ее жизненно важного природного компонента — диоксида углерода.

Загрязнители могут серьезно влиять на другие естественные составляющие атмосферы, в частности снижать концентрацию озона (O_3) в ее верхнем слое. По иронии судьбы сам озон местами загрязняет воздух на уровне земли. Он непосредственно поражает многие сельскохозяйственные культуры, вреден для нашего здоровья, а в сочетании с УВ и NO_x образует так называемый фотохимический смог. Загрязнителями атмосферы в принципе являются также пыль, шум, лишнее тепло, радиоактивность и электромагнитные поля.

Диоксид углерода и парниковый эффект

Движение углерода в ходе его биогеохимического круговорота обобщенно представлено на рис. 10.12. Основное количество этого элемента на Земле связано в минералах типа карбонатов, ископаемом топливе, биомассе и МОВ. Однако в последнее время происходит усиленное выделение углерода в атмосферу в форме его диоксида (углекислого газа), главным образом при сжигании ископаемого топлива; при этом изъятие диоксида углерода из атмосферы замедляется в результате широкомасштабного процесса сведения лесов (разд. 10.8.3).

10.18. *Почему исчезновение лесов приводит к накоплению в атмосфере диоксида углерода?*

Обычно диоксид углерода присутствует в нижнем слое атмосферы (тропосфере) в низкой концентрации — примерно 0,03% по объему. Повышение его концентрации усиливает глобальный парниковый эффект. Дело в том, что углекислый газ (как и некоторые другие газы) прозрачен для идущего от Солнца коротковолнового излучения, но сильно поглощает отражаемые Землей лучи с большой длиной волны. Другими

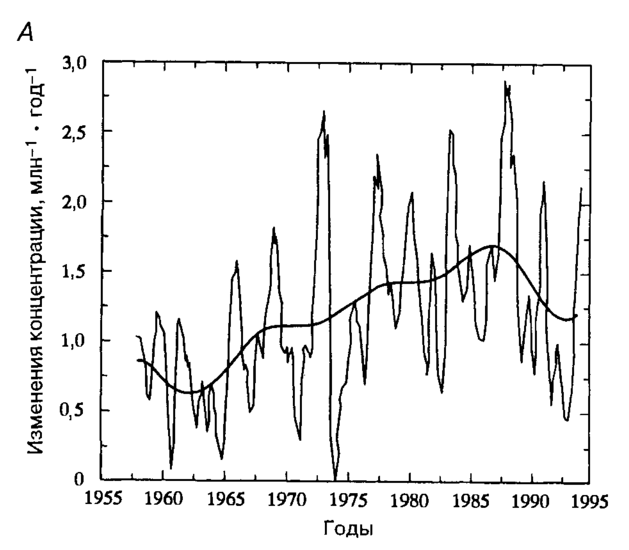




Рис. 10.24. *А. Кривая скорости роста объемной концентрации углекислого газа с 1958 г. по данным станции в Мауна-Лоа на Гавайских островах. Плавная кривая соответствует тем же данным, усредненным по периодам в 10 лет. Современная объемная концентрация углекислого газа в атмосфере близка к 0,035% (355 млн.$^{-1}$). Б. Изменения количества промышленных выбросов углерода (за счет сжигания его ископаемых запасов) и его глобальных резервуаров с середины XIX в. Расчеты показывают, что наземная часть биосферы была чистым источником углерода до 1940 г. (отрицательные значения на графике), но примерно с 1960 г. начала его накапливать. (Из Climate Change (1994) IPCC Scientific Assessment, WMO/UNEP, CUP.)*

словами, он, подобно стеклу в парнике, удерживает тепло около поверхности планеты, нагревая ее. Разумеется, в конечном итоге эта энергия тоже рассеивается в космосе, но дальнейшее накопление в атмосфере углекислого и других «парниковых» газов теоретически способно повысить глобальную температуру на 32°C.

Важно осознавать, что без парникового эффекта, мало менявшегося на протяжении многих миллионов лет, современные экосистемы не могли бы существовать. Однако в последнее время концентрация в атмосфере диоксида углерода и других сходных парниковых газов, прежде всего угарного, метана и ХФУ, растет беспрецедентными темпами (рис. 10.24), а это чревато глобальным усилением парникового эффекта, т. е. повсеместным потеплением. Оно в свою очередь усилит испарение воды и повысит содержание ее пара в атмосфере. А пар тоже интенсивно поглощает длинноволновые лучи, и парниковый эффект будет нарастать по механизму положительной обратной связи. Глобальное потепление приведет к серьезному изменению и пространственному перераспределению погодных систем, что чревато весьма существенными последствиями для цивилизации и живой природы.

В 1988 г. была создана Межправительственная группа по вопросам изменения климата (IPCC) для координации обмена научной информацией и исследований возможных причин и последствий повышения уровней углекислого и других парниковых газов, а также для поиска эффективных путей исправления ситуации. В 1992 г. Всемирный экологический конгресс («Саммит Земли») сделал попытку заключить международное соглашение по снижению выбросов CO_2, обязательное для всех стран. Пока убедительных доказательств антропогенного глобального потепления нет, хотя некоторые ученые и считают, что оно уже началось. В любом случае, международные усилия по борьбе с нарастанием парникового эффекта можно только приветствовать.

Разрушение озонового слоя

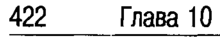
Атмосфера служит для Земли теплоизоляционным одеялом и радиационным экраном. В верхнем ее слое — стратосфере (на высоте 15–50 км) — кислород и озон поглощают основную часть идущего от Солнца ультрафиолетового излучения, губительного в высоких дозах для всего живого — оно повреждает генетический материал. Ультрафиолет определенного волнового диапазона полезен для человека, поскольку ведет к образованию витамина D (разд. 8.7.9), однако известно, что чрезмерное пребывание на солнечном свете повышает риск рака кожи. Кроме того, поглощая солнечное излучение, озон в стратосфере нагревает ее, приводя к образованию глубокого слоя температурной инверсии, в котором температура воздуха повышается с высотой. Этот слой ограничивает распространение конвекционных токов, и любое его изменение серьезно отразится на глобальных погодных системах, т. е. на сложившемся климате.

Озон образуется в стратосфере при действии солнечного излучения на кислород. ХФУ и некоторые другие летучие вещества, например четыреххлористый углерод и хлороформ, часто применяемые как растворители, газы-вытеснители в аэрозольных баллончиках и хладагенты в холодильниках, довольно устойчивы химически и накапливаются в атмосфере, усиливая парниковый эффект. Главная проблема, однако, в том, что, диффундируя в верхние слои атмосферы, они расщепляются солнечным излучением, выделяя хлор и фтор, которые реагируют с озоном, превращая его в кислород быстрее, чем происходит обратный процесс; иными словами, эти газы разрушают озоновый экран.

В 1987 г. впервые зафиксировано его сезонное, но полное исчезновение над Антарктидой, а в девяностых годах регулярно наблюдалось истончение озонового слоя над Арктикой. Причины этого не вполне понятны. Возможно, произошло переохлаждение верхнего слоя атмосферы из-за усиления парникового эффекта, удерживающего тепло у поверхности Земли. Это способствует формированию стратосферных ледяных облаков над полюсами. А в таких условиях концентрация озона быстро падает. Следовательно, как ни печально, происходящее сейчас повсеместное снижение выбросов ХФУ не обязательно приведет в ближайшем будущем к восстановлению озонового экрана, на что надеялись ученые. Возможно, потребуется более радикальная борьба с усилением парникового эффекта.

Кислотные дожди

Кислотные дожди не простое и не единое по своей природе явление. Кислотообразующие газы, а именно диоксид серы (SO_2) и оксиды азота



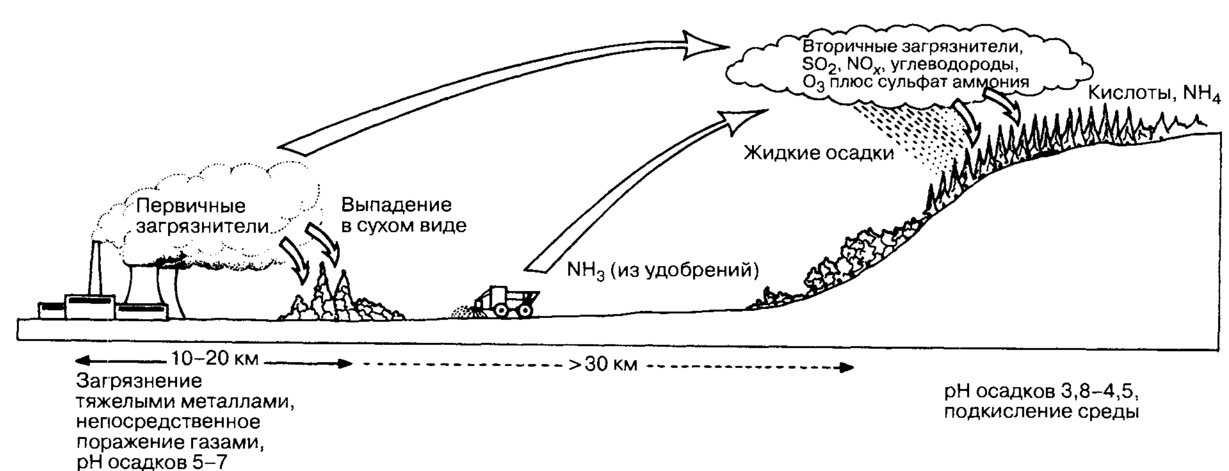


Рис. 10.25. Сложная природа кислотных дождей. Схема взаимодействия загрязнителей воздуха, приводящего к разным эффектам в зависимости от характера местности. (Из C. Rose (1985) Acad rain falls on British woodland, New Scientist, 108, 1482, 52–57)

(NO_x) выделяются при сжигании ископаемого топлива. Неполное сгорание последнего приводит к выбрасыванию в атмосферу также углеводородов. Газы могут действовать сами по себе или вымываться из атмосферы водой, подкисляя снег и дождь (рис. 10.25). В наиболее промышленно развитых регионах планеты, например на востоке США, в Западной Европе, на северо-востоке Китая и в Японии, регулярно выпадают осадки с pH заметно ниже 4,0.

Кислотные дожди (pH<5) часто приводят к серьезным изменениям экосистем и наносят ущерб постройкам. Нередко это происходит в странах, соседних с теми, где находятся основные источники газов-загрязнителей. Например, в Норвегии и Швеции кислотные дожди обусловлены промышленными выбросами в Великобритании и индустриальных центрах Европы, сносимыми господствующими ветрами в сторону Скандинавии. В центральной части Швеции и на юге Норвегии эти осадки снижают уловы семги и форели (рис. 10.26), а также поражают леса. Отмирание деревьев из-за кислотного загрязнения сейчас широко распространено по всей Европе (рис. 10.27), а в Британии от него страдают бук и тисс.

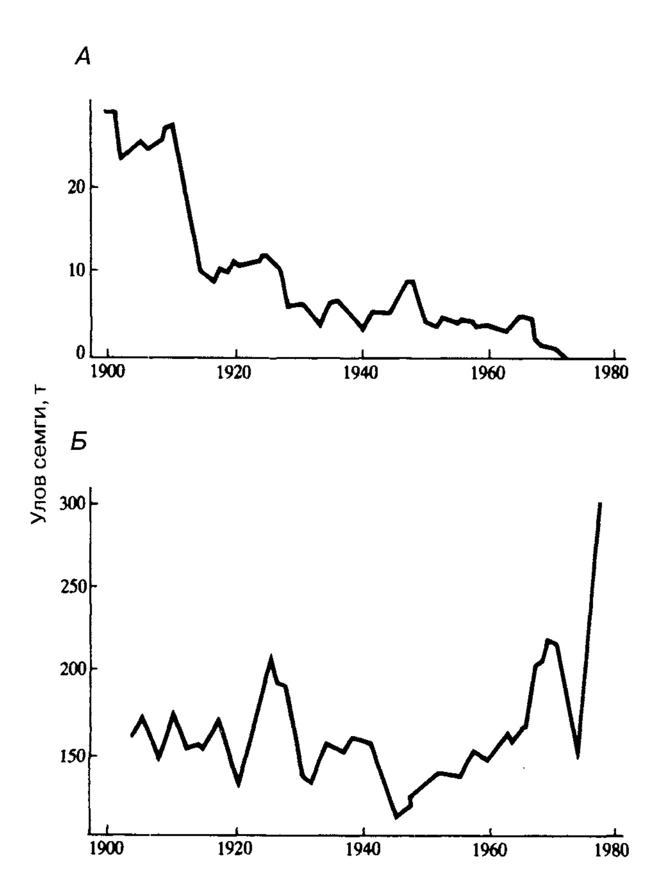


Рис. 10.26. Колебания уловов семги в норвежских реках: А — на юге страны в области, наиболее страдающей от кислотных дождей; Б — в других 68 реках Норвегии. (Из F. Pearce (1986) Unravelling a century of acid pollution, New Scientist 11, 1527, p. 33.)

Кислотные дожди вымывают магний и кальций из почвы и поврежденных листьев. В конечном итоге с понижением pH в почвенный раствор переходят алюминий, марганец и такие тяжелые металлы, как железо и кадмий, концентрации которых могут достигать токсичных значений, приводя к поражению корней и уни-

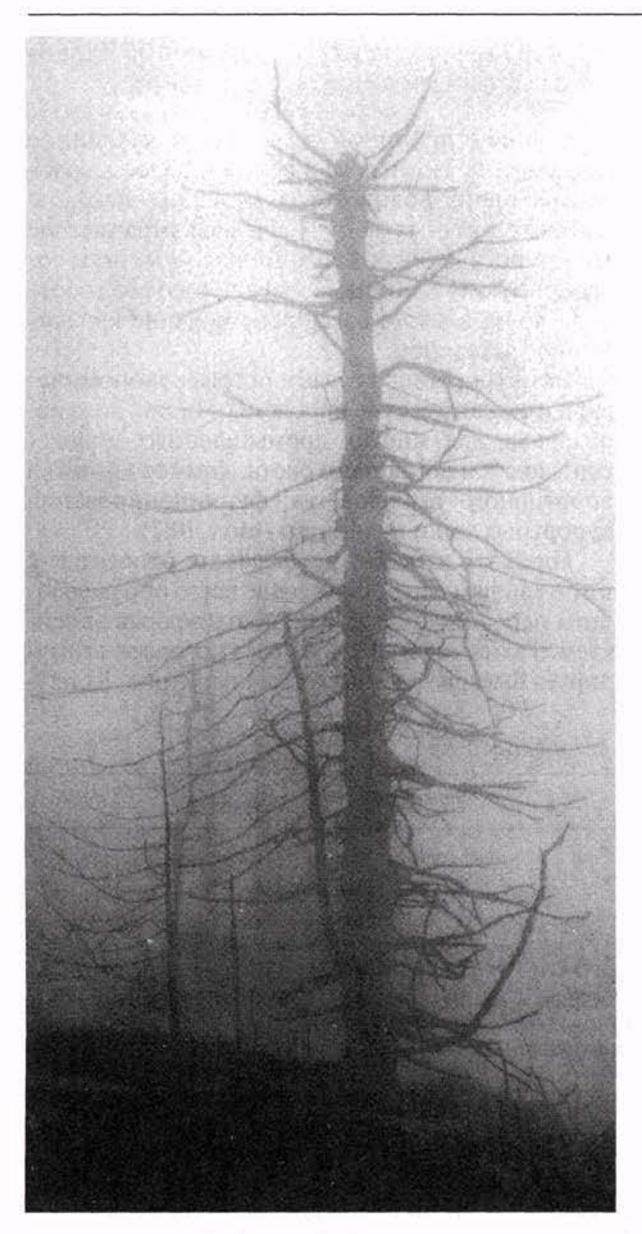


Рис. 10.27. Вызванная кислотными дождями гибель леса в Германии.

чтожению микоризы. Это снижает способность деревьев поглощать из почвы воду и питательные вещества. Распространяются вызванные дефицитом минеральных веществ болезни, обостряющиеся в засушливых условиях.

Такие «раскисляющие» меры, как, например, известкование озер (Швеция) и лесных почв (Западная Германия), можно считать лишь временными мерами. Коренным образом исправить ситуацию поможет только снижение выбросов загрязнителей в атмосферу. Сейчас основное внимание уделяется борьбе с диоксидом серы, поскольку нетрудно выявить его промышленные источники, среди которых основными являются работающие на каменном угле электростанции. Кроме того, существуют эффективные, хотя и дорогостоящие технологии очистки от серы газовых выбросов. Однако в долгосрочной перспективе не менее важно сократить поступление в атмосферу углеводородов и оксидов азота.

10.8.2. Загрязнение воды

До недавнего времени загрязнение воды было относительно локальной проблемой промышленно развитых стран. В настоящее время наиболее распространенным явлением стала эвтрофикация, т. е. обогащение внутренних водоемов азотом и фосфором. Источниками этих элементов служат смываемые с сельскохозяйственных земель удобрения и канализационные стоки. Это явление сейчас принимает глобальные масштабы и затрагивает не только пресноводные, но и морские экосистемы.

Канализационные стоки из прибрежных населенных пунктов сбрасываются в море иногда без всякой очистки, создавая непосредственную угрозу здоровью купающихся людей и морским обитателям. Поверхностные стоки из городских и индустриальных зон, а также со свалок часто загрязнены тяжелыми металлами и углеводородами. Биологическое концентрирование тяжелых металлов в морских пищевых цепях может давать их летальные для человека дозы, как это случилось при промышленном сбросе ртути в прибрежные воды около Миниматы в Японии. Высокое содержание ртути в рыбе повлекло смерть множества людей и других рыбоядных животных. Сублетальные дозы тяжелых металлов, пестицидов и нефтепродуктов могут снижать сопротивление организма болезням.

В последнее десятилетие в целях борьбы с загрязнением и деградацией экосистемы Северного моря приняты меры по сокращению и в конечном итоге прекращению захоронения и сжигания токсичных отходов в прибрежной зоне стран, окружающих этот бассейн.

Еще одна серьезная проблема — сильная эрозия почвы. Сносимые поверхностным током частицы ведут к заилению внутренних и прибрежных вод, что иногда повышает их рыбные запа-

сы. Однако налицо и отрицательные последствия. Например, сведение лесов стимулировало эрозию почв в Австралии, а это повысило мутность воды в ее прибрежных водах, что повлекло за собой отмирание полипов Большого Барьерного рифа.

Большое значение имеют также тепловое и нефтяное загрязнения воды.

Эвтрофикация

Эвтрофикация — это обогащение экосистемы питательными веществами. В течение длительного периода, обычно нескольких тысяч лет, озера естественным образом изменяют свое состояние с **олиготрофного** (бедного биогенными элементами) до **эвтрофного** (богатого ими) или даже **дистрофного**, т. е. с высоким содержанием в воде не минеральных, а органических веществ (табл. 10.6). Однако в XX в. произошла ускоренная антропогенная эвтрофикация многих озер, внутренних морей (в частности, Балтийского, Средиземного, Черного) и рек по всему миру.

Главной причиной этого стало усиленное применение азотных удобрений и сброс в водоемы больших количеств содержащих фосфаты бытовых сточных вод. Последнее отражает не только рост народонаселения планеты, но и современную тенденцию к увеличению его городской доли, а также совершенствование канализационных систем.

Эвтрофикация создает острые экономические и экологические проблемы. Чистая вода необходима для многих промышленных процессов, людей и домашнего скота, коммерческого и спортивного рыболовства, функционирования курортных зон и навигации (табл. 10.7).

Нитраты и особенно фосфаты относятся к питательным веществам, чаще всего определяющим первичную продуктивность водных экосистем. Таким образом, добавка этих солей стимулирует быстрое размножение планктона. Консу-

Таблица 10.6. Общие характеристики олиготрофных и эвтрофных озер

	Олиготорфные	*Эвтрофные*
Глубина	Глубокие	Мелкие
Содержание кислорода в гиполимнионе летом	Содержится	Не содержится
Водоросли и цианобактерии	Высокое видовое разнообразие при низких популяционной плотности и продуктивности; часто доминируют зеленые водоросли	Низкое видовое разнообразие при высоких популяционной плотности и продуктивности; часто доминируют цианобактерии
Водорослевое цветение	Редко	Часто
Поток питательных веществ через автотрофов	Слабый	Сильный
Продуктивность животных	Низкая	Высокая
Рыба	Часто доминируют лососевые (форель, голец) и сиговые	Часто доминируют малоценные виды (окунь, карп, плотва и т. п).

(Из: C. F. Mason (1981) Biology of freshwater pollution, Longman.)

ПРИМЕЧАНИЯ

Согласно классической схеме естественный эвтрофикации, только что образовавшееся глубокое озеро (классический пример — после отступления ледника) бедно биогенными элементами, поскольку прошло слишком мало времени для их вымывания из окружающих водоем горных пород и поступления путем поверхностного стока с водосборного бассейна. В результате первичная и вторичная продуктивность низки, вода прозрачная и на всю глубину насыщена кислородом.

Со временем выветривание и поверхностный сток обогащают воду биогенными элементами, первичная и вторичная продуктивность растет, на дне накапливаются органические и неорганические осадки, и озеро мелеет. Прозрачность воды снижается, а гиполимнион (см. рис. 10.29) может в определенные сезоны лишаться кислорода.

Дистрофным называется озеро, которое получает большое количество органического вещества, даваемого наземными растениями. Вода в таком озере прозрачная, но имеет буроватый оттенок; берега обычно образованы торфом (сплавинные). Дистрофные озера развиваются на верховых болотах.

Таблица 10.7. Основные последствия эвтрофикации для экосистемы и проблемы, создаваемые этим процессом для человека

Последствия

1. Видовое разнообразие снижается, а доминанты биоты сменяются
2. Биомасса растений, водорослей и животных увеличивается
3. Возрастает мутность воды
4. Увеличивается скорость осадконакопления, что сокращает продолжительность жизни озера
5. Могут развиться аноксические условия

Проблемы

1. Может затрудниться очистка питьевой воды, которая иногда приобретает неприятный вкус и запах
2. Вода может стать опасной для здоровья
3. Вода становится излишне жесткой
4. Зарастание реки может снизить скорость ее течения и мешать навигации
5. Могут исчезнуть важные промысловые виды, например лососевые и сиговые

(Из: C. F. Mason (1981) Biology of freshwater pollution, Longman.)

менты реагируют на рост кормовых ресурсов медленнее, поэтому увеличивается доля автотрофов, гибнущих «естественной смертью» и непосредственно снабжающих органикой детритные пищевые цепи. Минерализация накапливающихся остатков редуцентами требует кислорода. В результате его концентрация в воде может упасть ниже уровня, необходимого для нормального развития многих видов прежней экосистемы. В далеко зашедших ситуациях рыба и другие крупные животные гибнут, их разложение усиливает потребность в кислороде, и процесс идет по нарастающей. Эта проблема может затрагивать не только непосредственно эвтрофированную зону. Нескольких участков с дефицитом кислорода в речных системах бывает достаточно для блокирования миграции проходных рыб, например лососей и угрей.

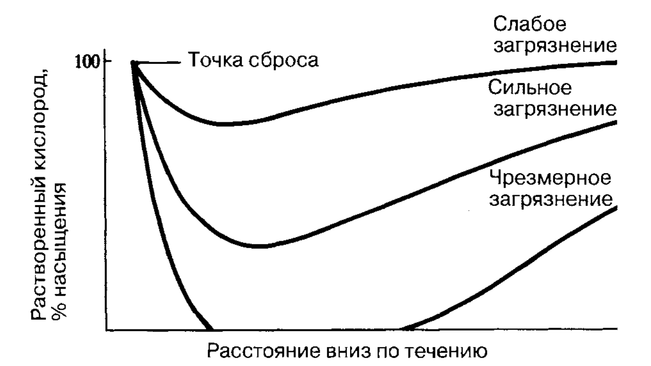


Рис. 10.28. Типичные кривые «кислородного истощения»: влияние сброса в реку органики на концентрацию растворенного кислорода в воде. (Из C. F. Mason (1981) Biology of fresh water pollution, Longman.)

Дезоксигенация проточных водоемов, вызванная органическими остатками, — процесс медленный, и максимальный дефицит кислорода обычно наблюдается на некотором расстоянии от места поступления питательных веществ (рис. 10.28). Так, например, в Темзе в 1967 г. осенью при низком уровне воды зона кислородного истощения простиралась на 40 км ниже Лондонского моста, а весной, когда вода стояла высоко, — всего на 12 км. В последние 30 лет проведена большая работа по очистке этой реки. Такого сильного дефицита кислорода в Темзе больше не наблюдается, и рыбу можно ловить на всем ее протяжении.

***10.19.** Перечислите факторы, определяющие степень дезоксигенации воды.*

В озерах проблему вызванного эвтрофикацией дефицита кислорода может обострять сезонная **стратификация**, т. е. формирование несмешивающихся слоев воды с разными температурами. В умеренном климате температурная стратификация происходит обычно в начале лета (рис. 10.29), главным образом по двум следующим причинам.

1. Солнце нагревает поверхность воды. Теплая вода имеет более низкую плотность, поэтому она не погружается, а образует теплый стационарный верхний слой (**эпилимнион**). Ниже этого слоя вода может нагреваться только за счет теплопроводности, а в жидкой среде это процесс медленный.
2. Реки и ручьи, впадающие в озеро, мельче его. Их вода прогревается на всю глубину. Она смешивается только с эпилимнионом, еще больше повышая его температуру по сравнению с глубинным слоем (**гиполимнионом**).



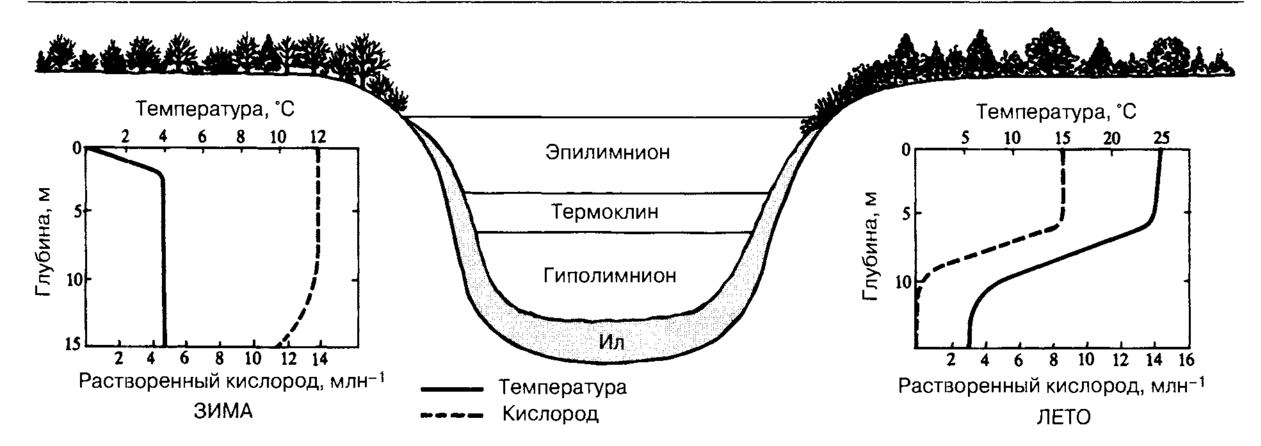


Рис. 10.29. Тепловая стратификация озера в средних широтах (пруды Линсли, Коннектикут, США). Летом теплый, богатый кислородом циркулирующий слой воды (эпилимнион) отделяется от прохладного, бедного кислородом придонного слоя (гиполимниона) широкой зоной быстрого изменения температуры — термоклином. В этой зоне градиент оксигенации воды аналогичен приведенному для водоема в целом. (С изменениями из: E. P. Odum (1971) Fundamentals of ecology, Saunders.)

Для озерной экосистемы все это имеет важные последствия, в частности затрудняет снабжение гиполимниона кислородом.

Вода озера снабжается кислородом тремя основными путями:

1) за счет фотосинтеза, требующего света, т. е. наиболее интенсивно идущего у поверхности;
2) путем диффузии из атмосферы;
3) с проточной водой впадающих рек и ручьев.

Как видно, эти источники обогащают кислородом прежде всего эпилимнион. Оксигенация глубинных слоев зависит от диффузии сверху и перемешивания воды во время сильного волнения. Последнее более характерно для зимнего сезона. Таким образом, при установлении летней стратификации жизнь в глубине озера зависит главным образом от образовавшегося к весне запаса кислорода в гиполимнионе.

В здоровой озерной экосистеме большая часть первичной биомассы поедается фитофагами; на долю детритофагов и редуцентов приходится сравнительно мало пищи. Эвтрофикация повышает продуктивность фитопланктона в эпилимнионе, и масса мертвых остатков оседает на дно водоема, поскольку консументы «не справляются» с возросшим количеством корма. Это стимулирует развитие в гиполимнионе редуцентов, истощающих и так небольшой запас кислорода. Если бы кислорода в гиполимнионе было много, то никаких проблем не возникало бы . Однако к концу лета там возможно развитие аноксических (бескислородных) условий, вызывающих катастрофическую гибель (замор) рыбы и других животных.

Мониторинг эвтрофикации

За изменениями, связанными с эвтрофикацией, можно следить биологическими и химическими методами. Такие регулярные наблюдения, т. е. мониторинг, позволяют вовремя принять адекватные меры, предотвращающие катастрофическую деградацию экосистемы. Выявить начавшуюся эвтрофикацию можно по изменению состава фитопланктона, например по его участившемуся «цветению», вызываемому цианобактериями. Для эвтрофных вод характерно низкое видовое разнообразие фитопланктона при высоком обилии нескольких кодоминантов.

Полезным химическим параметром служит так называемая **биохимическая потребность в кислороде (БПК)** (опыт 11.9), т. е. мера истощения его запасов биотой. Считается, что эта величина отражает интенсивность разложения присутствующего в воде детрита микроорганизмами (как уже говорилось, для эвтрофных водоемов характерно возрастание массы МОВ). Теоретически результат будет включать и потребление кислорода фитопланктоном. Обычно на практике это не имеет значения, хотя в отдельных случаях на

водоросли приходится до 50% БПК. Таким образом, данный анализ лишь приблизительно оценивает качество воды, и желательно использовать его в сочетании с другими методами.

10.20. *Каковы преимущества и недостатки биологического мониторинга эвтрофикации по сравнению с химическим?*

Тепловое загрязнение

Тепловое загрязнение создает проблемы в реках и прибрежных океанических водах. Обычно такое загрязнение связано с использованием природных вод в качестве охлаждающих агентов в промышленных процессах, например на электростанциях. Вода, возвращаемая в водоемы предприятиями, теплее исходной и, следовательно, содержит меньше растворенного кислорода. Одновременно нагревание среды увеличивает интенсивность метаболизма ее обитателей, а, значит, их потребность в кислороде. Если температура сбрасываемой воды незначительно отличается от температуры воды в водоеме, то никаких изменений биотического компонента экосистемы может не произойти. Если же температура повышается существенно, то в биоте могут произойти серьезные изменения. Например, для проходных рыб типа лосося бедные кислородом участки рек становятся непреодолимыми препятствиями, и связь этих видов с нерестилищами прерывается.

Однако такое использование водоемов (рек или эстуариев), уже загрязненных органикой, иногда дает *положительный эффект.* Проходя по трубам промышленных систем охлаждения, вода оксигенируется в результате перемешивания, поэтому, возвращаясь в эвтрофную экосистему, может обогащать ее кислородом. Это стимулирует микробную активность и способствует повышению качества местообитания.

Нефтяное загрязнение

Нефтяное загрязнение угрожает прежде всего морским и прибрежным экосистемам. Основные его причины следующие:

1) аварии нефтеналивных судов (танкеров) в результате столкновений, пожаров или крушений;
2) утечка нефти из береговых резервуаров;
3) промывание грузовых емкостей танкеров в море.

Каждый год такие происшествия приводят к попаданию в мировой океан примерно 10 млн. т сырой нефти.

Нефть не смешивается с водой, но ее выбрасывание на берег губит водоросли, моллюсков, ракообразных и других литоральных животных. Морские млекопитающие страдают от нефтяного загрязнения из-за того, что их мех покрывается нефтью. Однако самыми явными жертвами становятся рыбоядные птицы: нефть пропитывает и склеивает перья, делая невозможным полет и ухудшая теплоизоляцию тела, а это грозит гибелью от переохлаждения; параллельно снижается плавучесть, и в воде птица тонет; наконец, попытки чистить перья приводят к заглатыванию углеводородов и отравлению. Фитопланктон от нефтяного загрязнения, по-видимому, особо не страдает, хотя темная пленка на поверхности моря снижает освещенность толщи воды, и интенсивность фотосинтеза временно ослабевает.

В долгосрочной перспективе ущерб для экосистем от разливов нефти минимален. Восстановление идет быстрее, если дать нефти диспергироваться естественным путем. Бактериальное разложение углеводородов, которому способствует разрушение сплошной пленки ветром и волнами, в условиях теплого и умеренного климата завершается через 3—4 года. В условиях холодного климата, например у берегов Аляски, где в 1989 г. произошло крушение танкера «Exxon Valdez», отрицательный эффект сохраняется дольше из-за пониженной бактериальной активности. Применение поверхностно-активных диспергирующих агентов ускоряет процесс, но сами эти вещества часто усугубляют экологический ущерб, поскольку токсичны и с трудом поддаются биоразложению.

Результаты исследований показали, что малозаметные, но постоянные утечки нефтепродуктов, например с прибрежных перерабатывающих предприятий и терминалов, опаснее для морских и литоральных экосистем, чем получающие широкую огласку крупные аварии.

Методы борьбы с нефтяным загрязнением воды следующие:

1) защита плавучими заграждениями (бонами) береговой линии от пятна нефти на воде;

2) выжигание тяжелых нефтяных фракций;
3) сбор нефти и закачка ее в специальные очистные суда;
4) обработка нефтяного пятна бактериями (например, *Pseudomonas*), разлагающими углеводороды (см. гл. 25);
5) применение новых специально разработанных диспергирующих агентов — менее токсичных и более подверженных биоразложению, чем традиционные;
6) прокладка маршрутов супертанкеров вдали от опасных вод и экологически уязвимых побережий;
7) строительство танкеров с двойными стенками грузовых емкостей;
8) внедрение новых балластных систем.

10.8.3. Разрушение наземных экосистем

С доисторических времен люди преобразовывали экосистемы, чтобы обеспечить себя пищей, убежищем, топливом и другими ресурсами, а также избавиться от своих отходов. Первые сообщества охотников и собирателей оказывали минимальное влияние на природную среду, но по мере того как человечество становилось все более многочисленным, оседлым и технически оснащенным, вызываемые им изменения биосферы постоянно усиливались, а в последние столетия приобрели местами катастрофические масштабы. Например, сведение лесов в Британии началось еще в неолите, но шло нарастающими темпами, и к началу XX в. леса сохранились только на 3% площади страны. В настоящее время все большую тревогу вызывают глобальные масштабы обезлесивания.

Уничтожение лесной растительности обычно вызвано потребностью в новых полях и пастбищах и ведет к появлению совершенно новых антропогенных экосистем. Нерациональное использование таких экосистем создает другие проблемы, включая эрозию почвы, опустынивание и отрицательные последствия применения синтетических пестицидов.

Глобальное обезлесивание

Леса представляют собой климаксные сообщества на значительной части планеты и не так давно покрывали треть суши. Сейчас площадь лесов умеренного пояса сокращается незначительно, но это лишь остатки их сплошных доисторических массивов, вырубленных человеком. Многие развитые страны строго охраняют оставшиеся у них лесные ресурсы и ведут широкомасштабные лесопосадки. Напротив, тропические леса продолжают сводиться ударными темпами. Если в 1950 г. они занимали примерно 15% площади мировой суши, то к 2000 г. эта доля сократилась до 7%, хотя еще и соответствует 300 млн. га. По существующим оценкам, ежегодно исчезает 12 млн. га леса, что равно территории Англии, а еще 10 млн. га деградирует из-за вырубки наиболее ценных древесных пород, нерационального ведения хозяйства и игнорирования природоохранных проблем.

Там, где плотность населения низка, традиционная переложная (подсечно-огневая) система земледелия, связанная с вырубкой тропических лесов, не наносит им существенного долговременного ущерба. Деревья на небольшом участке вырубаются, пни выкорчевываются, древесина сжигается, и расчищенная почва распахивается и засевается. Зола служит удобрением, а огонь уничтожает потенциальных вредителей. В первые годы урожаи неплохие, но затем они быстро снижаются, поскольку тропические почвы изначально бедны питательными веществами (см. ниже). Одновременно поле начинает захватываться возобновляющейся лесной растительностью. Через 3–4 года его забрасывают, поскольку расчистить и обработать новый участок проще. Через 30–40 лет на месте залежи восстанавливается зрелый полог тропического леса.



Рис. 10.30. *Крестьянин сажает маниок на поле, расчищенном подсечно-огневым способом среди мадагаскарского дождевого леса.*

Последний момент очень важен для сохранения плодородия почвы. В дождевых тропических лесах основная часть органики и минеральных элементов питания экосистемы сосредоточена в надземных частях растений. Опад, как и любое МОВ, очень быстро минерализуется, и за 5–6 нед, если не раньше, его вещества вновь включаются в состав живой биомассы — в почве почти ничего потенциально полезного не накапливается. Деревья образуют густое поверхностное сплетение корней, которое поглощает 99,9% просачивающихся сквозь грунт минеральных солей. Многие лесные породы относятся к бобовым, и на их корнях находятся клубеньки с азотфиксирующими бактериями. Другие виды обычно связаны с микоризными грибами, которые в процессе собственного питания переносят жизненно необходимые минеральные вещества из разлагающегося опада непосредственно в растения. Такой быстрый круговорот элементов поддерживает высокую продуктивность экосистемы несмотря на низкое плодородие почвы. Она вполне подходит для переложного земледелия, при котором небольшие поля сравнимы с прогалинами («окнами»), периодически возникающими естественным путем в пологе, чтобы быстро зарасти снова. Однако широкомасштабное сведение леса под сельскохозяйственные площади в таких условиях, очевидно, нерентабельно.

Чтобы переложная система была устойчивой, необходимо восстановление на залежи исходной растительности. Если не дождаться появления зрелого леса на ранее использовавшемся участке и снова его расчистить, то золы получится меньше, чем раньше, т. е. почва окажется беднее питательными веществами, урожайность упадет быстрее, придется раньше забрасывать поле и вырубать лес по соседству с ним.

Поскольку народонаселение планеты растет, вполне возможно дальнейшее расширение площадей, занятых продовольственными культурами. Обезлесиванию будет также способствовать рост потребности в топливе — дровах и хворосте. Еще более осложнить ситуацию грозит изменение землепользования, в частности расчистка больших площадей под непродовольственные культуры или пастбища. В некоторых странах одной из главных причин деградации лесов служит коммерческая вырубка ценных пород, в частности тика и красного дерева.

Сведение лесов серьезно ухудшает состояние биосферы по многим причинам.

1. Утрачивается источник традиционно используемых местным населением продуктов — деловой древесины, дров, лозы, меда, плодов, трав, дичи и т. п.
2. Ставится под угрозу долговременное удовлетворение растущего во всем мире спроса на строевой лес, мебельную древесину и сырье для бумажной промышленности.
3. Леса часто находятся на возвышенностях и водоразделах и перехватывают значительную часть дождевой влаги. Лесной полог различными путями смягчает влияние на среду интенсивных тропических осадков. Он возвращает большое количество воды в атмосферу путем испарения и транспирации, одновременно сводя к минимуму поверхностной сток, т. е. обеспечивая просачивание воды в почву (инфильтрацию). Это приводит к формированию на глубине стабильного водоносного горизонта, равномерно питающего ручьи и реки. Если уничтожить лесной полог, то поверхностный сток резко возрастет, что приведет к иссушению водораздельных участков и резким перепадам уровня воды в равнинных реках. Например, происшедшее летом 1988 г. беспрецедентное по масштабам наводнение в Бангладеш, от которого пострадала бóльшая часть страны, объясняют главным образом обезлесиванием гор на севере Индии и в Непале.
4. Усиление поверхностного стока ведет к эрозии почвы. Ее плодородный слой может быть полностью размыт, так что обнажившийся грунт станет непригодным не только для сельскохозяйственного использования, но и для восстановления исходного древостоя. Одновременно произойдет заиление водохранилищ, эстуариев и гаваней, что потребует их регулярного драгирования. Возникнет угроза оползней и селевых потоков.
5. Леса являются основными источниками кислорода и потребителями углекислого газа на планете, поэтому их уничтожение приведет к росту концентрации CO_2 в атмосфере и усилению парникового эффекта, что чревато глобальным потеплением климата (см. разд. 10.8.1).
6. Леса представляют собой сообщества с высоким видовым богатством и разнооб-

разием. Их уничтожение приведет к вымиранию малоизученных форм живого, т. е. снижению генетических резервов планеты и сокращению потенциально полезных человеку биоресурсов. Тропические леса уже дали нам противомалярийные и противораковые средства, и ученые интенсивно исследуют растения этих лесов в поисках лекарств против СПИДа и многих других болезней.

Эрозия почвы и опустынивание

Обезлесивание не единственная причина эрозии почвы. К широкомасштабным ее потерям ведет нерациональное использование полей и пастбищ. Особенно чувствительны в этом плане холмистые ландшафты с крутыми, регулярно распахиваемыми склонами в областях с обильными дождями и давно сведенными лесами. Основные меры по защите почв в таких ситуациях — террасирование, традиционно применяющееся, например, в Юго-Восточной Азии и доказавшее свою высокую эффективность; контурная (т. е. ведущаяся «поперек» склона) вспашка; обваловка полей для удержания на них поверхностного стока. Хотя эти и другие меры давно известны, ежегодно в результате эрозии утрачивается до 5 млн. га пахотных земель. Перевыпас на пастбищах ведет к изреживанию растительного покрова, закрепляющего грунт. В этом случае дождевая вода свободно течет по его поверхности, вызывая плоскостную эрозию, смывающую верхний плодородный горизонт почвы. Если же водные потоки концентрируются на ограниченных участках, то там образуются глубокие овраги. Ежегодно таким образом теряется 7 млн. га пастбищ, причем значительная часть забрасываемых земель практически превращается в пустыню.

Опустынивание может происходить и естественным путем, например когда в засушливых областях несколько лет подряд выпадает меньше, чем обычно, дождей. Однако сейчас этот процесс ускоряется человеком и понимается более широко. Речь идет не о формировании типичной пустынной экосистемы, а о деградации плодородных земель, ведущей к полной потере их сельскохозяйственной ценности. Причины этого обычно следующие: 1) перевыпас; 2) выпахивание; 3) обезлесивание (см. выше); 4) неправильное орошение.

Перевыпас, или превышение допустимой пастбищной нагрузки, ведет к изреживанию растительного покрова и вытаптыванию почвы с разрушением ее структуры. За этим обычно следует ветровая и водная эрозия. Выпахиванием называют интенсивное использование почвы под производство сельскохозяйственных культур без принятия адекватных мер по восстановлению ее плодородия. Это приводит к уменьшению в почве минеральных элементов питания и гумуса, разрушению структуры, а в результате изреживается растительный покров и идет эрозия.

На орошаемых землях главными проблемами являются переувлажнение и засоление. **Переувлажнение** наблюдается в тех случаях, когда грунтовые воды находятся вблизи поверхности. Неправильный полив в таких условиях приводит к продолжительному затоплению корней, которого не выдерживают, например, пшеница и хлопчатник. **Засолением** почвы называют повышение в ней содержания растворимых солей. Это может произойти по разным причинам. В жарких областях промачивание почвы в ходе орошения чередуется с восходящим движением в ней за счет капиллярных сил испаряющейся воды, которая выносит с собой из глубины в верхний горизонт растворенные по дороге соли. Иногда для полива используют глубокие скважины, в которых вода, хотя и считается пресной, содержит слишком много солей. Если почва недостаточно проницаема, то соли будут накапливаться в верхнем горизонте. Концентрацию их в растворе выше 0,5–1,0% способны выдержать лишь немногие культуры, поэтому экономические последствия засоления очевидны.

Борьба с опустыниванием — задача сложная. Временно может потребоваться полный запрет на землепользование вплоть до восстановления растительного покрова. Это означает прекращение хозяйственной деятельности, безработицу, ликвидацию скота и т. п. О мерах, сокращающих водную эрозию, уже говорилось. Для борьбы с ветровой эрозией можно применять защитные изгороди или лесополосы. Проблемы переувлажнения и засоления решают путем улучшения дренажа и промывания почвы. Правда, все это сопряжено с экономическими, социальными, административными и политическими сложностями. Однако, если не устранить глубинные

причины, приведшие к нерациональному землепользованию, надежды на успех программ борьбы с опустыниванием мало.

10.8.4. Пестициды и окружающая среда

Пестициды представляют собой химические вещества, используемые для борьбы с вредными организмами. Пестициды объединяют следующие группы таких веществ: **гербициды** уничтожающие сорняки, **инсектициды**, уничтожающие насекомых-вредителей, **фунгициды**, уничтожающие патогенные грибы и т. д. Бóльшая часть пестицидов — это яды, отравляющие организмы-мишени, но к ним относят также стерилизаторы (вещества, вызывающие бесплодие) и ингибиторы роста.

В Британии такие агенты применяются главным образом в сельском хозяйстве, хотя их используют также для защиты запасов продовольствия, древесины и других природных продуктов. Во многих странах ведется химическая борьба с вредителями лесов, а также переносчиками заболеваний человека и домашних животных (например с малярийными комарами; гл. 15).

Экологически важные свойства пестицидов

К важным с экологической точки зрения свойствам пестицидов относятся их токсичность, устойчивость к разложению и специфичность.

ТОКСИЧНОСТЬ. Токсичность вещества в отношении конкретного вида обычно измеряется **50%-ной летальной дозой** ($ЛД_{50}$). Это такое количество пестицида (в пересчете на особь), которое убивает половину обработанной подопытной популяции. В полевых условиях, где на организмы действуют дополнительные стрессы и применяются более высокие дозы пестицидов, смертность видов-мишеней бывает выше, но, по определению, отдельные организмы выживают. Впрочем, задача их полного искоренения обычно не ставится: важно снизить ущерб до приемлемого уровня, который определяется в основном экономическими соображениями. К сожалению, такое выживание создает основу для отбора на резистентность (устойчивость) к данному агенту, и у видов с коротким жизненным циклом, например насекомых, быстро появляются популяции, против которых эффективные прежде пестициды оказываются бессильными.

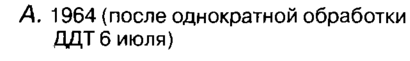
СТОЙКОСТЬ. Этот показатель определяется временем сохранения вещества в экосистеме, в том числе в ее биотическом компоненте, до разрушения, приводящего к потере пестицидных свойств. Пример крайне стойкого ядохимиката — хлорорганический агент ДДТ, который широко применялся с 1940-х по 1960-е годы.

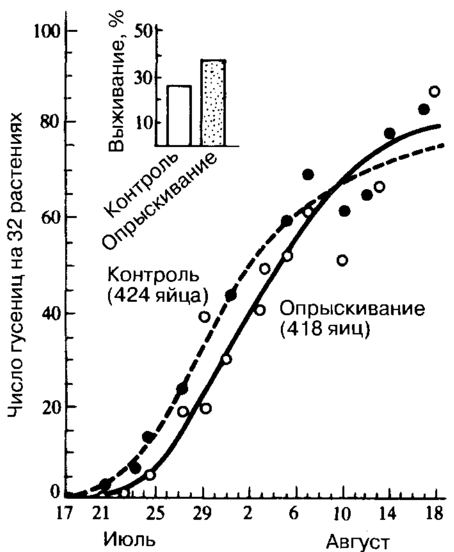
Обычно высокая стойкость пестицидов нежелательна (особенно на продовольственных культурах), однако в ряде ситуаций, скажем, при борьбе с эктопаразитами животных или почвенными патогенами, она важна с практической и экономической точек зрения. Однако долгое присутствие в окружающей среде ядохимиката может приводить к непредсказуемым и потенциально опасным последствиям. Например, в середине 1960-х гг. ДДТ был обнаружен в печени пингвинов в Антарктике — очень далеко от тех мест, где применялся этот химикат.

Токсичность и стойкость с практической точки зрения взаимосвязаны: сильнодействующий, но короткоживущий агент в долгосрочной перспективе бывает менее вредным для природы и людей, чем слабый, но годами сохраняющий свои свойства яд. У последнего больше шансов проникнуть в пищевые цепи, где может произойти его метаболизация до еще более опасной формы или (типичный вариант) концентрирование в организмах хищников верхних трофических уровней (см. вопрос 10.21).

Пестицидное отравление губительно действует на многих плотоядных, особенно птиц. Например, сокол сапсан полностью исчез на востоке США в результате применения там ДДТ. Птицы особенно чувствительны к этому ядохимикату, поскольку он индуцирует гормональные изменения, влияющие на метаболизм кальция, а это приводит к истончению скорлупы откладываемых яиц, которые в большом количестве начинают биться даже при простом насиживании.

ДДТ сейчас запрещен в наиболее развитых странах, включая Британию и США. Однако он сравнительно дешев и до сих пор считается хорошим средством в определенных ситуациях, например при борьбе с малярийными комарами. Решая вопрос о применении того или иного пестицида, часто приходится из двух зол выбирать меньшее. Скажем, с помощью ДДТ во





Б. 1965 (после трех обработок ДДТ:
6 июля и 20 августа 1964 г., 28 июня 1965 г.)

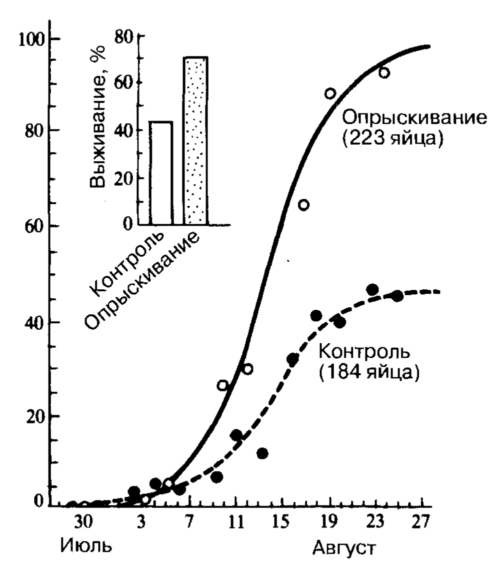


Рис. 10.31. *Различное действие ДДТ на животных, обитающих на растениях и в почве. Гусеницы репницы питаются зелеными листьями. Опрыскивание ДДТ эффективно уничтожает этих вредителей лишь на короткий период в первый год (А). Поскольку остатки пестицида, накапливающиеся в почве, губят хищников, поедающих гусениц, популяция репницы заметно увеличивается при повторных обработках (Б). (J. D. Dempster (1968) The control of Pieris rapae with DDT, J. Appl. Ecol. 5, 451–62.)*

многих странах удалось полностью искоренить малярию.

СПЕЦИФИЧНОСТЬ. Пестициды различаются по своей специфичности, т. е. по диапазону поражаемых ими организмов. ДДТ, например, характеризуется широким спектром действия, убивая многие виды животных. У пиримикарба спектр действия намного уже — он действует на тлей и двукрылых, но не влияет на жуков и многих других насекомых. Аналогичным образом, далапон губит однодольные растения, но щадит двудольные, а гербициды на основе феноксиуксусной кислоты характеризуются прямо противоположным действием.

Применение пестицидов широкого спектра действия чревато «возрождением» вредителей, т. е. появлением их после обработки *в большем, чем до нее*, количестве. Это обусловлено тем, что препарат убивает не только вредителей, но и хищников, уничтожавших их.

Хороший пример такого рода — использование ДДТ для борьбы с гусеницами репной белянки, или просто репницы (*Pieris rapae*), паразитирующей на брюссельской капусте. Сначала обработки ДДТ давали заметный эффект, но постепенно обилие вредителей стало даже выше, чем на контрольных (неопрыскиваемых) участках (рис. 10.31). Разница была даже более выраженной при повторных применениях ДДТ для «подавления» новых вспышек численности вредителя. Анализ агроэкосистемы показал, что концентрация пестицида в листьях, которые объедают гусеницы, быстро снижается за счет общего роста зеленых частей капусты. Однако уровень ядохимиката в почве остается высоким, особенно если в нее запахиваются послеуборочные остатки растений. В результате гусеницы, вылупляющиеся из яиц, отложенных на листья после обработки, страдают слабо, зато численность их главных врагов — жужелиц (*Harpalus rufipes*) и сенокосцев (*Phalangium opilio*) — снижается. Меньше страдая от хищников, вредители существенно повышают свои шансы на выживание, что не компенсируется даже ядохимикатом. Дальнейшее его применение только ухудшает ситуацию (рис. 10.31). Зачастую хищники страдают от пестицидов сильнее, чем вредители-фитофаги. Все дело в том, что численность популяции хищников изначально бывает меньшей, и следовательно, хищники более уязвимы и медленнее восстанавливают свою численность после поражения.

10.21. *На рис. 10.32 показаны концентрации ДДТ на различных трофических уровнях пищевой цепи (данные получены в США).*

а) Если концентрация ДДТ в воде, окружающей водоросли, составляет 0,02 млн$^{-1}$, то каков коэффициент концентрирования этого вещества при переходе его в состав:

1) продуцентов; 2) мелкой рыбы;

3) крупной рыбы; 4) верховных хищников?

б) Какие выводы можно сделать из ответов на вопрос а)?

в) На каком трофическом уровне:
1) может сильнее всего действовать ДДТ;

2) легче всего обнаружить ДДТ;

3) находятся насекомые-вредители урожая (типичная мишень для ДДТ)?

г) Каким образом ДДТ может попасть в антарктических пингвинов?

д) Клир-Лейк – крупное озеро в Калифорнии, используемое в рекреационных целях, в частности рыболовами-любителями. Нарушение этой природной экосистемы эвтрофикацией (обогащением воды биогенными элементами; разд. 10.8.2) привело к увеличению в сороковых годах XX в. популяции кровососущих двукрылых – мокрецов; для борьбы с ними в 1949, 1954 и 1957 гг. провели опрыскивание ДДД (близким к ДДТ пестицидом). Первая и вторая обработки привели к гибели около 99% мокрецов, но их численность быстро восстанавливалась, а третья обработка практически не дала никакого эффекта.

Анализ мелкой рыбы в озере показал, что содержание ДДД в ее мышцах (потребляемых людьми) составляет 1–200 млн$^{-1}$, а в жировой ткани – 40–2500 млн$^{-1}$. Размножавшаяся там популяция западноамериканской поганки погибла, и в жировой ткани этих рыбоядных птиц был обнаружен ДДД в концентрации 1600 млн$^{-1}$.

1) Почему с помощью ДДД не удалось истребить мокрецов, а после третьей обработки их численность быстро восстановилась?

2) Согласно наблюдениям, многие животные погибают от отравления ДДТ в периоды недостатка корма. Исходя из приведенных выше данных, объясните, почему так происходит.

е) В Великобритании зимы 1946–1947 и 1962–1963 гг. были особенно суровыми. Смертность птиц в обоих случаях была высока, но во втором гораздо выше, чем в первом. Учитывая приведенную выше информацию о ДДТ, объясните такую разницу.

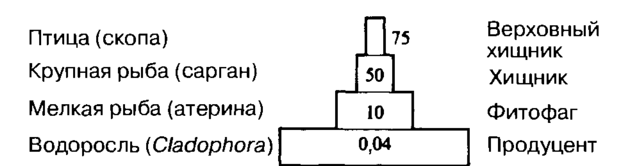


Рис. 10.32. *Пирамида биомассы и содержание ДДТ (млн$^{-1}$) на разных трофических уровнях одной из пищевых цепей.*

Долговременные эффекты пестицидов, особенно в низких дозах, и возможный синергизм их с другими загрязнителями среды и переносчиками болезней, изучены слабо в связи с относительной новизной большинства ядохимикатов. Растут опасения, что «безвредные» следы их метаболитов, сохраняющиеся в пище, хотя и не оказывают токсического, а тем более летального действия, могут тем не менее снижать сопротивляемость болезням и постепенно накапливаться в организме до опасного уровня. Многие ученые связывают наличие остатков пестицидов в Северном море с быстрым распространением вирусных болезней в популяции обыкновенного тюленя летом 1988 г.

Общий эффект использования пестицидов — снижение видового разнообразия. Обычно пестициды также повышают продуктивность на нижних трофических уровнях и понижают на верхних. Влияние их на редуцентов плохо изучено; последствия всех этих изменений для круго-

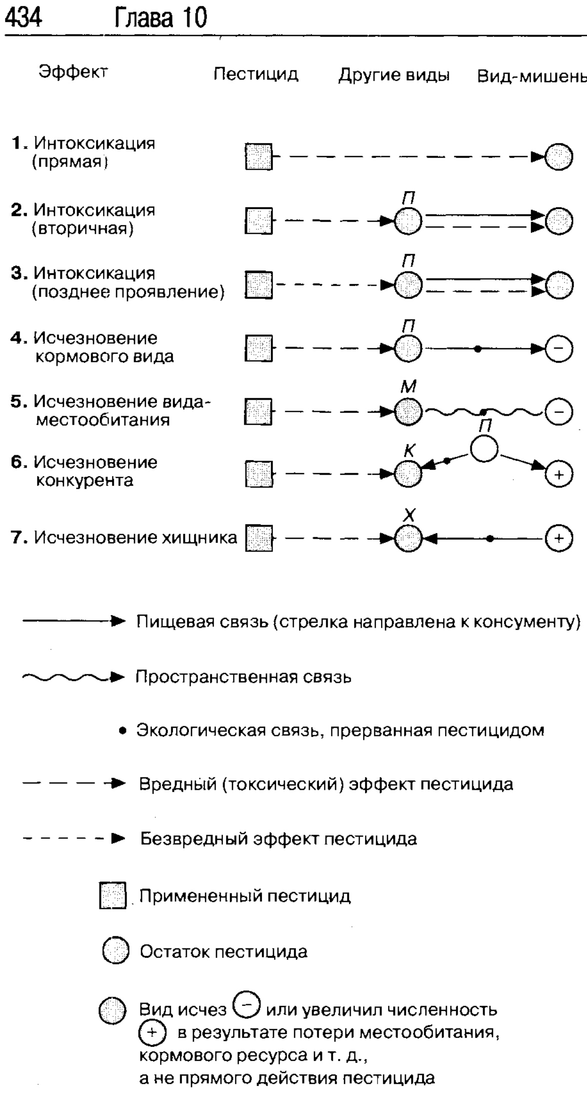


Рис. 10.33. Главные пути воздействия пестицидов на экосистемы. К — вид-конкурент; П — кормовой вид (пища); М — вид-местообитание; Х — вид-хищник. (С изменениями из: N. W. Moore (1967) A synopsis of the pesticide problem, Advances in Ecological Research, J. B. Cragg (ed.) pp. 75—126, Blackwell.)

ворота веществ и плодородия почвы тоже требуют дальнейшего изучения. На рис. 10.33 обобщены основные пути воздействия пестицидов на экосистемы. Подумайте, какие изменения возникают в экосистемах в результате применения пестицидов.

Описанные выше проблемы, особенно развитие у видов-мишеней резистентности, «возрождение» популяций вредителей и опасность ядохимикатов для здоровья человека, привели к усиленному поиску альтернативных стратегий борьбы с вредными организмами. Ниже мы коротко охарактеризуем две из них: **биологическую** и **комплексную борьбу**. Последняя подразумевает более «точечные» пестицидные обработки в сочетании с биологическими методами, карантином и т. п.

Биологическая борьба с вредителями

Под биологической борьбой с вредителями традиционно понимают регулирование их численности естественными врагами — хищниками, паразитами и патогенами. Это одна из форм управления популяциями, предотвращающая их неконтролируемый экспоненциальный рост (разд. 10.7.3 — кривые роста), т. е. «демографические взрывы». Некоторые ученые относят к биологическим методам борьбы и **генетические манипуляции**. Под **агротехнической борьбой** с вредителями, иногда считающейся разновидностью биологической, понимают такие методы защиты растений, как специальные севообороты, особую обработку почвы, применение смешанных культур, удаление послеуборочных остатков с поля, перенос сроков сева и уборки на периоды, неблагоприятные для фитофагов и (или) способствующие росту популяций хищников и т. д.

Классическая биологическая борьба наиболее успешно применяется в случае интродуцированных видов, численность которых на новом месте не ограничивается действующими на их родине физическими или биотическими факторами. Первый научно обоснованный удачный опыт такого рода — управление популяцией австралийского желобчатого червеца (*Icerya purchasi*), вредившего новым плантациям цитрусовых в Калифорнии в конце XIX в. Это насекомое было занесено вместе с цитрусовой рассадой из Австралии. Полевые исследования на родине вредителя выявили двух его естественных врагов — паразитическую муху *Cryptochetum iceryae* и хищника — божью коровку *Rodolia cardinalis*. Их привезли в Калифорнию и после тщательного изучения на новом месте выпустили на плантации. Паразит и хищник быстро распространились и за считанные месяцы обеспечили эффективное и стабильное снижение численности червеца.

Успех не всегда достигается столь быстро. Для устойчивой интродукции полезного вида необходимы подходящие климатические условия и адекватные его взаимодействия с местной

биотой в целом. Так, пытаясь бороться с ореховой тлей (*Chromaphis juglandicola*) в Калифорнии, туда из-под Канн во Франции интродуцировали ее паразита — наездника *Trioxys pallidus*. Это привело к некоторому положительному результату в приморской зоне, но в жаркой внутренней части штата, где находятся основные ореховые плантации, все наездники погибли за один сезон. Лишь через 10 лет после тщательного обследования регионов со сходным жарким и сухим климатом удалось подобрать другую линию *Trioxys* из Ирана. Эти наездники успешно перезимовали и за год очистили от вредителя более 130 000 км^2 территории, причем степень зараженности вредителя паразитом превысила 90%

Биологическая борьба широко применяется в замкнутой среде коммерческих тепличных хозяйств. Стерилизация почвы зимой убивает всех полезных хищников. Новые растения, высаживаемые весной, обычно уже заражены вредителями. Естественных врагов у этих вредителей нет, и численность их популяции растет очень быстро, поэтому необходимо использовать пестициды или быстро восстановить популяцию хищников. Последних запускают в теплицы, когда численность вредителей становится достаточно высокой для обеспечения хищников кормом, но еще не наносит заметного ущерба культурам. Этот метод очень эффективен и ведет к получению свободной от ядохимикатов продукции.

Любой вид можно применять для биологической борьбы только после тщательного анализа экосистемы, в которую его предполагается включить. В частности, необходимо выявить всех потенциальных жертв интродуцируемого хищника. В противном случае не исключены неприятные сюрпризы. Например, мангуст, интродуцированный на Ямайку для борьбы с черной крысой, предпочел нападать на ее местных естественных врагов. Кроме того, он существенно сократил популяции некоторых птиц и полностью истребил на острове несколько видов рептилий.

Комплексная борьба с вредителями

Речь идет о продуманном сочетании биологических и химических методов управления популяцией вредителя. Пестициды применяются как вспомогательное средство только при крайней необходимости и самым щадящим способом. Главная задача — сохранить численность вредителей на экономически приемлемом уровне (или вообще не допустить их развития), минимально изменив ради этого сельскохозяйственную или «природную» экосистему и прежде всего — присутствующие в ней популяции полезных хищников и паразитов.

При этом используются максимально специфичные (селективные) пестициды, например пиримикарб, избирательно поражающий тлей. Он позволил разработать программу комплексной борьбы с персиковой тлей (*Myzus persicae*) и паутинными клещами *Tetranychus* sp. на тепличных хризантемах в Британии. Обоих этих вредителей раньше уничтожали фосфорорганическими инсектицидами, которые малоспецифичны и привели к развитию резистентности у тли.

По экономическим причинам (расходы на разработку селективных химикатов довольно высоки на фоне ограниченного спроса на них) применяется и другой подход — более «точечные» обработки пестицидами широкого спектра действия. Специфичность их действия в данном случае повышают путем локализованного нанесения или тщательно рассчитанного момента использования. Пространственная «точечность» обработок намного облегчается феромонами (гл. 17). Например, с помощью половых аттрактантов насекомых-вредителей заманивают в ловушки с ядохимикатом или стерилизующим агентом. Феромон можно также использовать для создания скопления животных-мишеней на ограниченной площади с последующей «ковровой» обработкой ее пестицидом. Это намного сокращает потребность в ядохимикатах, наносит минимальный ущерб безвредным видам и экосистеме в целом. Еще один перспективный путь использования феромонов — подавление поведенческих реакций вредителя, например его способности спариваться при насыщении атмосферы половым аттрактантом (для этого нужны очень низкие концентрации вещества). У животных вырабатывается привыкание к постоянно действующему раздражителю, поиск партнера подавляется, а, следовательно, тормозится и рост популяции.

Частоту пестицидных обработок можно свести к минимуму, если точно рассчитать период, когда их действие на вредителя максимально (например, в сезон спаривания), а на прочие виды — минимально. Это требует подробного изучения жизненных циклов и экологических вза-

мосвязей всех потенциально страдающих от ядохимикатов членов сообщества.

10.9. Охрана окружающей среды

Охрана окружающей среды — это поддержание устойчивого состояния биосферы: ее абиотические параметры не должны ухудшаться, а виды не должны сокращать свою численность и, тем более, вымирать. Чтобы добиться этого, надо знать, как функционирует биосфера, а в первом приближении — как организмы взаимодействуют со своей средой обитания. Другими словами, необходимо развивать экологию и другие науки, связанные с изучением окружающей среды.

Однако для успешной охраны среды нужны не только научные достижения. К этой цели должны стремиться правительства и общественность. Вот почему «экоактивисты» стремятся донести до понимания каждого практические преимущества поддержания биосферы хотя бы на современном уровне.

Вымирание

Как показывает палеонтологическая летопись, вымирание видов происходило на протяжении всей истории жизни на Земле. Однако с появлением человека прибавилось много новых причин исчезновения видов, и эти причины непосредственно связаны с антропогенным использованием природных ресурсов. Вероятно, прежде всего целые виды стали уничтожаться охотниками; однако в последние 400 лет на первый план

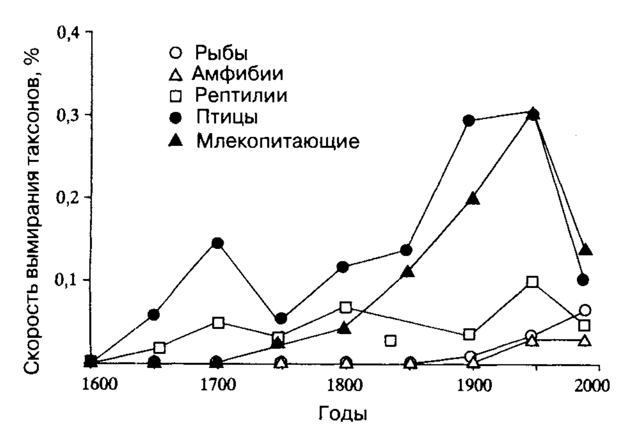


***Рис. 10.34.** Тенденция вымирания разных групп позвоночных с 1600 г. (Begon et al. (1996) Ecology: individuals, populations and communities, 3rd ed., Blackwell.)*

вышли загрязнение воды и воздуха, деградация наземных экосистем (разд. 10.8), широкомасштабное применение пестицидов, фрагментация и уничтожение природных местообитаний, а также интенсификация сельского хозяйства. Как показывает рис. 10.34, скорость вымирания заметно увеличилась с началом промышленной и аграрной революций.

Результаты исследований свидетельствуют о том, что птицы и млекопитающие вымирают сейчас в 10–100 раз быстрее, чем в «естественных» условиях. Гораздо больше видов становятся редкими, и их сохранение в долгосрочной перспективе также сомнительно. Они страдают от так называемой **генетической эрозии**, т. е. сокращения общего генофонда, что снижает вероятность адаптации к меняющимся условиям существования. В результате редкие виды могут исчезнуть из-за флуктуаций средовых факторов, легко переносимых крупными популяциями.

Биологическое разнообразие

Очевидное определение биологического разнообразия — это количество различных форм живого. Однако данное понятие можно рассматривать в разных масштабах. Можно, например, стремиться к максимальному внутривидовому разнообразию, являющемуся гарантией адаптации к меняющимся условиям. При этом главное внимание придется уделять обособившимся генетически подвидам или субпопуляциям, например устойчивым к тяжелым металлам линиям обычных злаков. Можно, однако, делать упор на сохранении филогенетического разнообразия, т. е. на сохранении видов, не имеющих близких таксономических родичей. Это поможет понять ход эволюции, и, вероятно, обнаружить какие-то уникальные свойства этих видов. Не менее важно также сохранить природные сообщества и экосистемы в целом: чем большую часть функционирующей биосферы удастся оставить нашим потомкам, тем богаче будет флора и фауна Земли и меньше угроза вымирания.

10.9.1. Для чего сохранять природу?

Для многих необходимость сохранения диких видов и предотвращения деградации природных местообитаний очевидна. Однако другие сомневаются в пользе этой деятельности, особенно с учетом крупных капиталовложений, которых она требует. Принятие решений на государст-

венном уровне все еще диктуется в основном экономическими соображениями. А традиционно природные ресурсы считались бесплатными и бесполезными, если их не эксплуатировать.

Важнейшей задачей современности становится развитие экологического, или «зеленого», подхода к экономике и жизни в целом. Польза его вполне очевидна, если речь идет о видах, способных принести финансовую выгоду, например о съедобных или лекарственных растениях. Труднее объяснить косвенные или отдаленные преимущества сохранения живописных уголков или создания заповедников, хотя неудобства, связанные с их сохранением, в принципе можно компенсировать доходом от туристов. Еще сложнее пропагандировать защиту непривлекательных детритофагов, сорняков или хищников.

Разъяснительная работа экоактивистов делает упор на пользе для всех людей максимального разнообразия биоты и предотвращения деградации местообитаний. Обобщенно можно говорить об эстетических, утилитарных и экологических (научных) обоснованиях охраны природы. К этому стоит добавить и этические соображения.

ЭТИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ. Наше отношение к природе формируют культурные традиции, религия, политические убеждения и другие «духовные» факторы. Некоторые настаивают на том, что человек не имеет права изменять в своих собственных целях доставшийся ему естественный мир. Мы обязаны на равных сосуществовать со всеми формами живого, не «притесняя» ни одну из них. С этим связана концепция «опекунства»: современный человек обязан передать будущим поколениям все разнообразие живой природы и качество среды в том состоянии, в каком унаследовал их от своих предков. Однако при таком подходе сложно обосновать любое использование природных ресурсов: чисто этическая аргументация не признает утилитарных целей.

ЭСТЕТИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ. Людям доставляет удовольствие высококачественная природная среда с изобилием других организмов. Это утверждение трудно подкрепить объективными данными, но о том, что оно верно, говорит множество добровольных организаций различных уровней, пропагандирующих охрану живописных ландшафтов или конкретных видов. Наше восхищение природой отражено в изобразительном искусстве, дизайне, литературе, музыке и влияет на выбор мест отдыха. Некоторые даже утверждают, что простое «общение» с природой полезно для здоровья.

УТИЛИТАРНЫЕ ПРИЧИНЫ. Дикая природа даже сейчас разными путями удовлетворяет наши непосредственные нужды. Это — и сельское, и лесное хозяйство, и рыболовство. Мы прямо или косвенно пользуемся не только дикорастущими растениями, но и насекомыми-опылителями, а также хищниками, уничтожающими вредителей. Флора обеспечивает нас множеством лекарственных видов, а фауна позволяет изучать и эффективно лечить собственные болезни. Многие промышленные процессы основаны на переработке растительного и животного сырья. Ширится применение в производстве микроорганизмов, например для концентрирования ценных металлов на горнообогатительных предприятиях.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ (НАУЧНЫЕ) ПРИЧИНЫ. Наше благополучие зависит не только от использования видов или их генетических ресурсов. Нам нужна стабильно функционирующая биосфера, в частности сбалансированность биогеохимических циклов, позволяющая избежать ее загрязнения и эвтрофикации (разд. 10.8.1 и 10.8.2), а также нежелательных климатических изменений (разд. 10.8.1). Как уже говорилось, за обезлесиванием и опустыниванием (разд. 10.8.3), т. е. уничтожением естественного растительного покрова, следуют эрозия почвы, заиление рек и морских мелководий, а в перспективе и потенциальная перестройка погодных систем с непредсказуемыми последствиями.

10.9.2. Сохранение генетического разнообразия

Редкие виды и виды, находящиеся под угрозой исчезновения

Антропогенное воздействие на биосферу привело к вымиранию многих видов. Мамонт, дронт, бескрылая гагарка и бенгальский тигр[1] уже уничтожены человеком. По существующим оценкам, в настоящее время ежедневно вымирает в среднем один вид.

[1] Причины вымирания мамонта вряд ли чисто антропогенные, а бенгальский тигр — самый многочисленный в настоящее время подвид тигра. Правда, не так давно вымер туранский тигр. — *Прим. перев.*

Если мы хотим предотвратить быстрое сокращение биологического разнообразия по вине человека, необходимо: 1) выявить виды, подвергающиеся максимальному риску; 2) изучить причины грозящего им вымирания; 3) попытаться устранить эти причины.

Международный союз охраны природы (МСОП = IUCN) публикует подробные списки таксонов, испытывающих угрозу исчезновения в серии так называемых «**Красных книг**». Он выделяет четыре категории риска.

Редкий таксон	Мелкие популяции либо ограниченные географическими барьерами в специфических местообитаниях, либо характеризующиеся низкой плотностью рассеянных в пространстве особей. Этот таксон может стать более редким, но вымирание в ближайшем будущем ему не грозит.
Уязвимый таксон	Численность таксона явно снижается или сильно снизилась в прошлом и с тех пор не восстановилась.
Таксон, находящийся под угрозой исчезновения (исчезающие виды)	Мелкие популяции, ограниченные местообитаниями, условия в которых меняются в неблагоприятную для таксона сторону, что приведет к его вымиранию в ближайшем будущем, если не принять мер.
Вымерший таксон	В последнее время не встречается в характерных для него или сходных по условиям местообитаниях.

«Красная книга» для позвоночных включает все известные таксоны, относящиеся к этим четырем категориям. Для растений составить такой список практически невозможно, поскольку, согласно оценкам, более 10% описанных таксонов (т. е. около 60 000) уже являются редкими или находящимися под угрозой исчезновения в ближайшие 30–40 лет.

Существует ряд мер, способствующих предотвращению вымирания:

1) охрана и восстановление местообитаний;
2) создание природоохранных зон (заказников, заповедников, национальных парков, резерватов и т. п.);
3) контролирование и сокращение воздействия на биоту современных методов интенсивного сельского хозяйства;
4) сокращение применения отравляющих веществ, в частности пестицидов;
5) ограничение торговли видами, находящимися под угрозой исчезновения;
6) создание искусственных убежищ (рефугий) и осуществление программ разведения исчезающих видов, например в зоопарках и ботанических садах;
7) создание банков спермы и семян для сохранения максимального генетического разнообразия таксонов.

Большая панда (*Ailuropoda melanoleuca*), ставшая символом Всемирного фонда охраны природы (WWF), — пример вида, вымирание которого предотвращается путем охраны и восстановления природных местообитаний в сочетании с разведением в неволе.

Большая панда, или бамбуковый медведь, водится на востоке Тибета и в сопредельных горах на юго-западе Китая. Питается этот зверь почти исключительно молодыми побегами бамбука, обилие которого циклически сильно колеблется. В провинции Сычуань в 1983 г. на значительной площади бамбуковые джунгли внезапно погибли, и как минимум 59 панд умерли от голода. К этому добавляется и антропогенный фактор: местообитание вида сокращается в связи с ростом населения и расчисткой лесов под сельскохозяйственные угодья. Без помощи природоохранных организаций большая панда уже вымерла бы.

К началу девяностых годов XX в. был проведен достаточно большой объем исследований, что позволило приблизиться к пониманию физиологии и экологии большой панды в природе. Стало ясно, как такой, казалось бы, плохо приспособленный зверь, сохраняется в своей изменчивой среде. Взрослые панды живут поодиночке и образуют пары только для спаривания. 95% времени бодрствования они едят бамбук: в нем мало питательных веществ, поэтому пандам необходимо много корма, т. е. обширные заросли с возможностью свободной миграции по ним. Для этого вида созданы лесные заповедники и с успехом осуществляется программа его разведения в

неволе (в провинции Сычуань) с использованием современных методов размножения, в частности искусственного осеменения и банков спермы. На сегодняшний день популяция большой панды выросла и достигает примерно тысячи особей.

Генетические ресурсы на службе человека

Из 250 000 известных науке видов высших растений в настоящее время только 30 дают 95% нашего вегетарианского рациона (рис. 10.35). В развитых странах используется очень узкий набор их сортов. Например, в Канаде половину урожая пшеницы дает сорт «neepawa». Это опасно тем, что изменения окружающей среды чреваты резким сокращением сельскохозяйственной продукции. Особенно опасны для монокультур вспышки численности вредителей или патогенов. Это четко продемонстрировало катастрофическое распространение фитофторы, погубившей в сороковых годах XIX в. урожай картофеля в Ирландии, что вызвало там повсеместный голод.

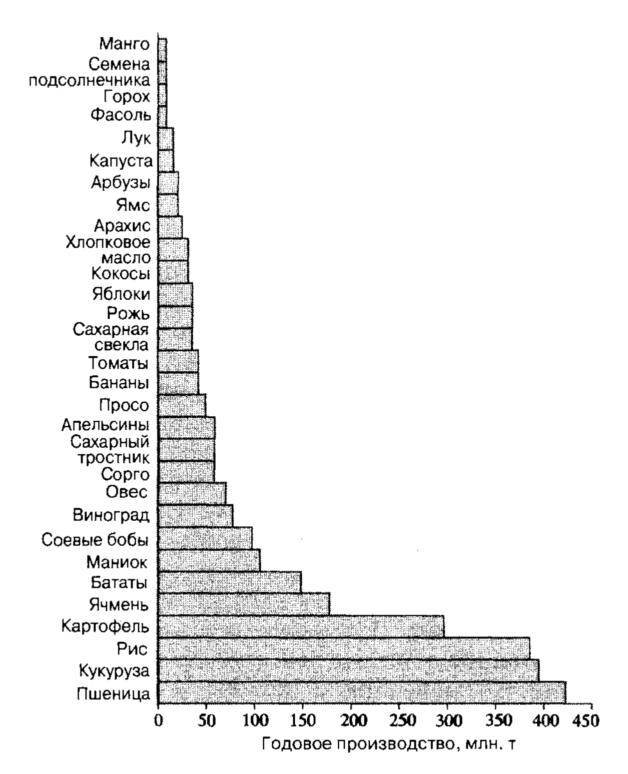


Рис. 10.35. Среднегодовое мировое производство основных продовольственных культур. (Sattaur (1989) The shrinking gene pool, New Scientist, 29.7.89, 37—41.)

Решением проблемы может стать быстрое внедрение новых сортов, устойчивых к изменившимся условиям. Для их селекции необходимы соответствующие гены, обычно присутствующие в дикорастущих популяциях родичей культурных растений и вводимые в высокоурожайный сорт путем скрещивания или генноинженерными методами. Аналогичным образом, можно корректировать свойства пород домашних животных.

Такой подход, очевидно, затруднится, если в результате хозяйственной деятельности человека исчезнут дикие родичи культурных растений и домашних животных. Следовательно, создание запасов семян, банков спермы, полевых генных банков и криоконсервация клеток как можно большего числа таксонов необходимы для устойчивого ведения сельского хозяйства. Сохранение разнообразия диких видов важно для нас еще и потому, что некоторые из них могут содержать неизвестные пока науке лекарственные агенты. Например, аспирин был синтезирован на основе природного жаропонижающего средства — салициловой кислоты, обнаруженной в листьях ивы белой (*Salix alba*), а тропический родич барвинка *Catharanthus roseus* дал мощное противораковое соединение, применяемое при болезни Ходжкина и некоторых типах неходжкинских лимфом. Недавно в Вест-Индии была обнаружена разновидность этого растения, содержащая в 10 раз больше лекарственного сырья.

В 1982 г. в мире назначалось медикаментов растительного происхождения на 40 млрд. долларов США. Их давал всего 41 из 5000 изученных с этой целью видов. Если учесть, что всего известно 250 000 видов растений, то вполне вероятно, что медицина найдет в них еще много полезного. А этот потенциал, очевидно, зависит от сохранения максимального генетического разнообразия флоры.

Ботанические сады

Растения лучше всего сохранять **in situ** («на месте»), т. е. в их природном местообитании. Это позволит поддерживать максимальную по размерам популяцию с минимальными затратами сил и средств. Кроме того, таксон будет продолжать свою коэволюцию с опылителями, симбионтами, конкурентами и фитофагами, что не позволит снизиться его адаптивному потенциалу.

Однако, если местообитание сильно фрагментировано или подвергается серьезным изме-

ниям, то такой подход становится ненадежным. Особенно большому риску подвергаются виды тропических лесов, которые в настоящее время уничтожаются высокими темпами. Выходом может стать сохранение растений ex situ («вне места»), т. е. в ботанических садах, дендрариях и т. д.

В мире сейчас примерно 1500 ботанических садов. Большая часть их находится в Северной Америке, Европе и бывших советских республиках, тогда как разнообразие растений выше всего в тропиках и субтропиках. Если ставится цель не просто выращивать некоторое время живые экземпляры, но и обеспечить их размножение, т. е. устойчивое возобновление вида, то такое географическое несоответствие ставит очевидные проблемы, связанные с различиями в фотопериоде и температурном режиме. Трудности можно преодолеть, сочетая растениеводческий опыт ботанических садов с более современными методами хранения зародышевой плазмы в виде семенных банков, полевых генных банков и криоконсервации клеток (см. ниже).

Семенные банки

Семенной банк — это надежный и не требующий много места способ хранения зародышевой плазмы. Исходно речь шла о коллекциях семян продовольственных сортов и их дикорастущих родичей, но сейчас так принято консервировать и генофонды многих исчезающих видов, не имеющих непосредственного практического значения.

Семена многих растений (их называют **ортодоксальными**) могут сохранять свежесть, оставаясь в состоянии покоя, тысячи лет, если находятся в условиях низкой влажности (5–10%) и температуры (–20 °С). К этой группе относятся основные культуры — зерновые, соя, хлопчатник и различные овощи. В Уэйкфилд-Хаусе, главном хранилище семян Королевского ботанического сада Кью в Лондоне, весь поступающий материал сначала рентгеноскопируется на наличие зародыша. Регулярно проводится тестирование образцов на всхожесть, и, если она падает ниже допустимого уровня (до примерно 85%), то партию обновляют, проращивая запасенные семена и получая новый урожай. Это наиболее сложная и дорогостоящая часть процесса. Даже если она проходит успешно в количественном плане, неизбежен инбридинг, который чреват снижением качества обновленных запасов.

Еще сложнее обстоит дело с так называемыми «капризными» семенами, не выдерживающими высушивания, т. е. не пригодными для долгого хранения. Такие семена имеются у 20% всех видов и 70% тропических, включая столь важные культуры, как какао, гевея и чай. Другие виды, например картофель, размножающийся в основном вегетативно, также требуют альтернативной стратегии долговременного хранения. Эти проблемы в принципе решаются с помощью глубокого замораживания зародышевой плазмы и создания полевых генных банков.

Криоконсервация

Криоконсервацией называют хранение зародышевых и меристемных клеток в жидком азоте при –196 °С. Это останавливает все метаболические процессы, поэтому материал может оставаться в неизменном состоянии теоретически бесконечно долго — главное, чтобы стабильно работала холодильная система. Основным биологическим недостатком такого подхода является «замораживание» эволюции: генотип больше не вовлекается в процесс адаптации и после долгого хранения может оказаться неприспособленным к новым условиям на планете. Это значит, что таксон уже нельзя будет реинтродуцировать в природную среду или использовать для селекции культурных сортов.

Полевые генные банки

Полевые генные банки — это постоянные живые коллекции растений, причем не только деревьев, как в дендрариях, но и саванновых злаков, разных сортов пшеницы, риса, хлопчатника и т. д. Они могут создаваться при ботанических садах, но не в виде декоративно оформленных экспозиций, а на небольших делянках или грядках, не предназначенных для осмотра публикой. Например, Международный генный банк какао на Тринидаде, специализирующийся на латиноамериканских сортах этой культуры, разводит по 16 деревьев каждого из 2500 разновидностей *Theobroma cacao*. Эти делянки дают полезную информацию относительно свойств растений, в частности продукции и всхожести семян, что жизненно необходимо для создания семенных банков. Главный недостаток такого подхода — большое пространство, занимаемое коллекцией и ее неизбежная уязвимость для вредителей, пожаров, ураганов и других стихийных бедствий.

В 1989 г. группа ведущих международных агентств, занимающихся сохранением биологического разнообразия, разработала природоохранную стратегию ботанических садов. Ее цель — обеспечить взаимодействие местных, национальных и глобальных проектов и стандартизировать способы сохранения таксонов ex situ. Стратегия призвана стимулировать обмен материалом и научными данными между коллекциями, а также участие ботанических садов в борьбе с незаконной торговлей исчезающими видами.

Зоопарки

Исходно зоопарки (точнее — зверинцы) создавались как коллекции диких животных для удовлетворения любопытства публики. Сохранение видов, включая разведение их в неволе, — относительно новое направление их деятельности. Главная цель таких программ разведения — поддерживать поголовье исчезающих животных с целью реинтродукции их в природу, когда для этого сложатся подходящие условия. Следовательно, важно одновременное восстановление естественного местообитания или хотя бы устранение факторов, ставящих там данный таксон на грань вымирания.

Большая часть зоопарков располагает лишь несколькими особями каждого вида. Чтобы избежать инбридинга и ослабления адаптивных свойств животных, широко практикуется межзоопарковый обмен производителями. Их маршруты координирует Международная система учета видов (International Species Inventory System — ISIS) со штаб-квартирой в Миннесотском зоопарке.

Транспортировка производителей по свету — занятие хлопотное и дорогостоящее, а гарантий успеха их «гастролей», несмотря на известные крупные удачи, как у больших панд в Лондонском зоопарке, нет. Проблему решает искусственное осеменение. У самцов под наркозом собирают сперму зондом, который электрически стимулирует гениталии. Этот способ применим не только в зоопарках, но и в природе, так что генофонд популяций в неволе можно увеличивать, не истощая дикого поголовья.

На практике многие программы разведения в зоопарках оказались настолько успешными, что там возникли проблемы перенаселенности, особенно у видов, реинтродукция которых в природу задерживается. Это не удивительно, поскольку в неволе, как правило, ниже сопротивление среды, а, следовательно, и смертность. Например львы в природе редко живут более 7 лет, а в зоопарках нередки их 20-летние особи. Снижение рождаемости не выход из положения, поскольку приводит к изменению возрастной структуры популяции в пользу старых животных. Это ставит под угрозу ее воспроизводство и нарушает естественные процессы обучения молодняка путем подражания ролевым моделям взрослых, в частности их половому и родительскому поведению.

Реинтродукция связана с серьезными трудностями и пока ведется очень ограниченно, в основном из-за сохранения в исходных местообитаниях проблем, поставивших виды под угрозу исчезновения. Это наглядно демонстрирует история гавайской казарки (нене). К 1949 г. ее дикая популяция сократилась до 12 птиц. Программа разведения в неволе обеспечила сохранение вида и к настоящему времени в исходное местообитание реинтродуцировано более 3000 казарок. Однако жизнеспособная дикая популяция так и не восстановилась, поскольку на Гавайских островах остались завезенные человеком хищники, которые и ставят этих птиц на грань вымирания.

Тем не менее без скорейшей реинтродукции обойтись нельзя. В противном случае разводимые в неволе популяции утратят необходимые для жизни в природе свойства. Животные станут ручными, и окажутся неспособными искать корм, устанавливать территорию, остерегаться врагов, особенно человека. В результате они будут обречены на полуодомашненное существование. Как и в случае растений, успешное сохранение видов животных требует координации усилий, предпринимаемых ex situ и in situ.

10.22. *Как банки спермы могут способствовать сохранению, скажем, африканских носорогов, популяции которых все более фрагментируются, что затрудняет встречу животных различных групп?*

10.9.3. Практический пример сохранения вида: африканский слон

Основные популяции неодомашненных слонов живут в Африке и относятся к саванному (кустарниковому — *Loxodonta africana africana*) и лес-

ному (*L.a.cyclotis*) подвидам африканского слона. У слонов практически нет естественных врагов, однако численность их сократилась с 1,2 млн. в 1981 г. до 623 000 в 1989. Причина такого сокращения численности кроется в хозяйственной деятельности человека. Человек нарушает местообитания слонов в результате вырубки лесов, распашки земель и постройки поселков. Он убивает животных, защищая свой урожай, но главное — истребляет их нелегально ради бивней, или так называемой слоновой кости.

Однако основную тревогу вызывает не абсолютное сокращеие поголовья слонов, а изменение структуры их популяций из-за браконьерского отстрела. Гибнут в первую очередь особи с крупными бивнями, а, значит, матерые самцы, у которых бивень весит в среднем 9,3 кг против 4,7 кг у самок и подростков. В результате постепенного исчезновения «первосортных» животных, к 1987 г. в некоторых областях Восточной Африки браконьеры переключились в основном на слоних и молодняк. Если в 1979 г. тонну слоновой кости давали в среднем 54 мертвых животных, то через 10 лет — 113. К последней величине следует добавить еще 55 слонят, которые, согласно научным расчетам, из-за гибели матерей осиротели слишком рано, чтобы выжить. Учет, проведенный в 1988 г. в национальном парке Амбосели (Кения), показал, что там имеется всего 22% самцов, а в заповеднике Микуми (Танзания) — 0,4%. Исходя из этих данных, следует считать, что долгосрочные перспективы популяций слонов на востоке Африки отнюдь не радужные. Некоторые ученые предрекают полное вымирание там слонов к 2010 г., если не будет принято адекватных мер по их охране.

Слон — один из **ключевых видов** в экологии африканской саванны, поскольку от него зависит существование многих других саванных животных и растений. Средняя плотность его популяции обеспечивает неоднородность местообитания, а это способствует разнообразию флоры и фауны (табл. 10.8), прежде всего крупных травоядных. В Кении доход от туристов, приезжающих смотреть на диких животных, в 10 раз выше, чем оценочная прибыль от продажи добытой браконьерским способом слоновой кости, причем распределяется этот доход среди населения гораздо равномернее. Защищая своих слонов, страна получает непосредственную финансовую выгоду, не говоря уже о других положительных сторонах охраны природы.

В 1989 г. африканского слона защитил полный запрет на сбыт слоновой кости, включенный в Международную конвенцию о торговле видами дикой фауны и флоры, находящимися под угрозой уничтожения (CITES). Однако некоторые страны, и в частности Зимбабве, Ботсвана, Малави, Замбия и ЮАР, отказались ввести этот запрет у себя. Правительства этих стран оправдывали свои действия тем, что на их территории популяции слонов успешно регулируются, имеют хорошую половую и возрастную структуру и местами даже демонстрируют тенденцию к росту, требующему контролируемого отстрела для сохранения природного равновесия. Эти ус-

Таблица 10.8. Схематичное обобщение связей между изменяющейся плотностью популяций слонов и связанными с ними сообществами животных и растений

Плотность популяций слонов	*Низкая*	*Средняя*	*Высокая*
Растения	Доминирование деревьев и кустарников; низкое видовое разнообразие	Саванновые редколесья (кодоминируют деревья и злаки); высокое видовое разнообразие и обилие каждого вида	Главным образом открытые саванны с доминированием нескольких видов злаков
Животные	В основном «обгрызатели крон» древесно-кустарниковых пород (жираф, импала, газель Гранта и т. п.)	Кодоминирование «обгрызателей крон» и травоядных	Доминирование травоядных (зебра, гну, газель Томпсона, буйвол и т. п.)
Уровень охраны	За пределами заказников и национальных парков	Окраины природоохранных территорий	Центральная часть природоохранных территорий

тойчивые стада не только привлекают туристов, но и дают за счет торговли слоновой костью, мясом и шкурами доход, идущий на различные проекты социально-экономического развития, заодно обеспечивая людей работой. Кроме того, местное население активно участвует в охране животных и помогает бороться с браконьерством.

Тем не менее, некоторые считают, что единственный способ спасти вид от вымирания - это полный запрет на торговлю слоновой костью. По их мнению, во всем мире надо вести пропагандистскую работу, призывающую людей отказаться от изделий из этого материала, — по типу давшей неплохой результат кампании против одежды из шкур экзотических видов. Общественное мнение должно привести к падению спроса на товары, губящие редких животных, а это поможет спасти их от вымирания.

Спор продолжается. Пока слоновая кость поступает из устойчивых популяций, требовать запрета на ее сбыт затруднительно. Сторонники продолжения этой торговли указывают, что поголовье черного носорога продолжает сокращаться, несмотря на максимальную защиту, обеспечиваемую ему в рамках CITES. По логике их оппонентов, легальный рынок способствует сохранению браконьерства. Причем его главный удар переносится на устойчивые пока стада слонов, поскольку прочие источники этого товара быстро иссякают.

10.9.4. Планы на будущее

Результаты экологических исследований, показывающие, как мы изменяем среду своего обитания, заставляют критически взглянуть на сложившиеся способы использования планетарных ресурсов. Мы должны снизить загрязнение среды и сохранить ресурсы, обеспечивая вместе с тем высокий уровень жизни всех людей. Прошедший в 1992 г. в Рио-де-Жанейро Всемирный экологический конгресс («Саммит Земли») стал важной вехой в привлечении внимания политиков и широкой общественности к проблемам окружающей среды и **устойчивого развития**, под которым понимается «удовлетворение современных нужд без снижения способности будущих поколений удовлетворять свои нужды».

Этот Саммит определил 27 принципов экологического и социального развития в XXI в. Их совокупность известна как Программа-21. Теперь важно, как прореагируют на нее общественность, бизнесмены, промышленники и политики. Одна из поставленных в Рио-де-Жанейро задач — разъяснительная работа на местном уровне. Во всех уголках участвовавших в Конгрессе стран должны были вестись консультации с населением с целью составления к 1996 г. **Местных программ-21.**

10.23. *Разработана ли там, где вы живете, Местная программа-21?*

Какие природоохранные меры на местном уровне она предусматривает?

Можно, например, использовать новые схемы сбора, сортировки и реутилизации отходов, образующихся в быту и на местных предприятиях.

Как ваши местные «зеленые» группы участвуют в выполнении Местной программы-21?

Что делается в связи с этим в вашем учебном заведении?

Стремитесь ли вы в своем доме к «зеленому» ведению хозяйства?

Некоторые ресурсы, например урожаи продовольственных культур, практически не иссякают. Их можно получать регулярно (как минимум, ежегодно) в неубывающем количестве. Это так называемые **возобновляемые ресурсы**. Если рационально использовать окружающую среду, не допуская, например, опустынивания, то эти ресурсы будут доступны практически всегда. Другие ресурсы, в частности руды и ископаемое топливо, сформировались в течение миллионов лет и их запасы в человеческом масштабе времени практически не пополняются. Такие ресурсы называют **невозобновляемыми**. Не важно, насколько рационально и экономно мы будем их использовать: рано или поздно они иссякнут. Например, подсчитано, что через 70 лет, если не сократить нынешние темпы добычи, все разведанные нефтяные месторождения, разработка которых доступна современной технологии, будут исчерпаны. Аналогичным образом, через 150 лет может кончиться природный газ.

10.9.5. Устойчивая эксплуатация растительных и животных ресурсов

Проблемы, связанные с вырубкой лесов (разд. 10.8.3) и африканским слоном (разд. 10.9.3), показывают, как обусловленная экологической неграмотностью или элементарной жадностью чрезмерная эксплуатация ценных биологических ресурсов ведет к истощению их запасов вплоть до разрушения сообществ и вымирания видов. Напротив, использование ресурсов, основанное на научных принципах, приносит стойкий доход, хотя иногда и при снижении выгоды в краткосрочной перспективе. Один из примеров такого подхода — регулирование рыбного промысла путем международной системы квот вылова. Виды и экосистемы с долгим циклом восстановления, например слоны и леса, требуют особенно внимательного управления их запасами. К счастью, проблемы устойчивого и эффективного ведения лесного хозяйства тревожат человечество уже не первое десятилетие.

Перелов

Биота мирового океана страдает от хронического перелова. На рис. 10.36 показана динамика уловов морской рыбы с 1950 по 1993 гг. В настоящее время в девяти из 17 главных рыболовных зон мира наблюдается резкое сокращеие запасов, а четыре считаются полностью исчерпанными. В 1992 г. промысел трески в водах Ньюфаундленда (Канада) приостановлен на неопределенное время. В Северном море уловы скумбрии с шестидесятых годов XX в. упали более, чем вдвое, а добыча сельди, приостановленная на период с 1977 по 1982 гг., так и не восстановилась в прежних объемах. Самый широкомасштабный в мире промысел анчоуса у побережья Перу и Чили полностью свернут.

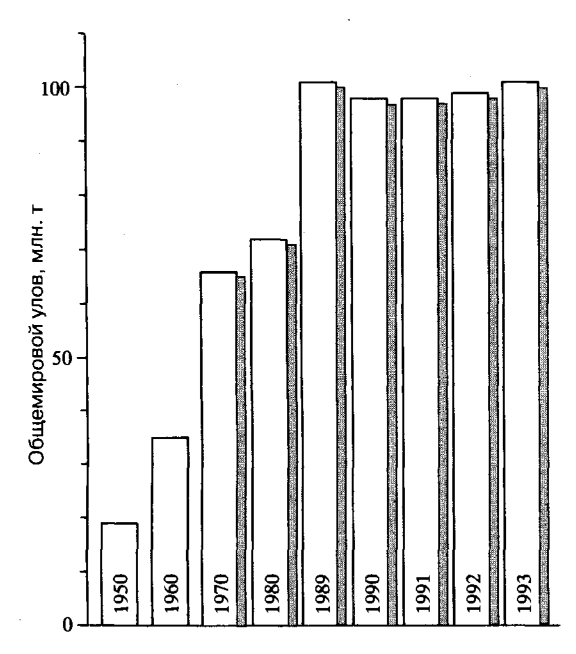


Рис. 10.36. Мировые уловы рыбы всех видов в период с 1950 по 1993 г. (F. Pearce New Scientist, 2016, 10th February 1996 p. 4.)

Главная причина всех этих проблем — перелов. Признаки перелова были отчетливо видны уже в шестидесятых годах, однако в следующие десятилетия добыча морской рыбы во всем мире выросла почти на 50%. Это произошло благодаря появлению плавучих «рыбозаводов», т. е. судов, оборудованных не только холодильниками, но и всей технологической цепочкой для переработки улова, а также регулярному переключению с одного промыслового объекта на другой. Иными словами, когда запасы одного вида рыбы истощались, начиналась усиленная эксплуатация следующего.

Усиленный промысел приводит к преобладанию в популяциях мелких молодых особей, труднодоступных для традиционных способов лова. Эта рыба, оставаясь подольше в море, быстро достигла бы стандартных размеров, обеспечив рост валового улова, его качества на единицу промыслового усилия и, следовательно, прибылей. Однако многие рыбаки, стремясь выбрать разрешенные квоты и не допустить даже кратковременного снижения доходов, переходят на эксплуатацию молоди, не достигшей даже нерестового возраста. В результате репродуктивный потенциал популяций подрывается, что чревато катастрофическим снижением численности промысловых рыб и даже исчезновением целых видов из некоторых зон океана.

Промысловые квоты разрабатываются с целью сохранения рыбных запасов. Они основаны на рекомендациях специалистов по популяционной экологии, которые в свою очередь пользуются сложными имитационными моделями, позволяющими в принципе прогнозировать численность рыб конкретных видов при тех или иных уровнях их промыслового изъятия. Однако здесь возникает много проблем, и среди них следующие:

1) трудно получить надежные полевые данные для моделирования рыбных популяций;
2) трудно учитывать климатические изменения;
3) трудно убедить правительства следовать научным рекомендациям;
4) трудно следить за соблюдением международных соглашений;
5) трудно приспособить к изменившимся условиям потребности как традиционных рыболовецких поселков на местах, так и крупных флотов, предназначенных для коммерческого промысла.

Дождевые тропические леса

Устойчивая эксплуатация некоторых экосистем очень трудна уже по самой их природе. Так, в Амазонии хорошие урожаи на месте сведенного леса (сельвы) удается получать крайне недолго. Даже при значительных внешних инвестициях и грамотной организации земледелия поля приходится забрасывать через 10–15 лет. Сорняки, вредители, болезни культурных растений, а главное резко падающее плодородие почвы делают дальнейшее ведение хозяйства нерентабельным. Вместе с тем спелые дождевые леса на залежах восстанавливаются редко. Дело в том, что за период сельскохозяйственного использования питательных веществ в почве становится гораздо меньше, а ее структура ухудшается. В ней не остается семян лесных пород; те, что заносятся из окружающей сельвы, плохо прорастают на открытых местах, а всходы с трудом приживаются (этим видам требуется высокая влажность, обеспечиваемая сомкнутым пологом). В лучшем случае на залежи развивается произвольный лес, продуктивность которого ниже, чем у коренного. В принципе здесь можно применять только примитивную переложную систему земледелия. Интенсивное сельское хозяйство в этой зоне никогда не будет устойчивым. Все попытки ведения такого хозяйства окончатся только разбазариванием природных ресурсов, а именно распространением низкопродуктивных производных лесов на месте коренной сельвы, многие виды которой могут просто исчезнуть. Правда, научных принципов устойчивой эксплуатации дождевых тропических лесов, способствующей экономическому и социальному развитию региона, население которого быстрыми темпами увеличивается, также пока не разработано, и это одна из важнейших проблем, стоящих в настоящее время перед мировым сообществом.

Традиционные системы лесного хозяйства в Британии

Веками леса Британии служили важными источниками топлива и деловой древесины. Были разработаны схемы их эксплуатации, обеспечивающие непрерывное восстановление ресурсов и сохранение их продуктивности. Остатки дубрав отражают эту долгую историю и в большинстве случаев сильно отличаются от коренных лесов Британии. В нынешних полуестественных насаждениях много видов, которые исчезнут, если не продолжать эксплуатацию этих сообществ традиционным способом.

Лесов, которые можно считать коренными, осталось очень мало, и даже они частично изменены человеком. Большая часть широколиственных насаждений — производные, т. е. развившиеся на месте сведенных массивов. «Древними» считаются сообщества, существовавшие раньше 1600 г. Сейчас они строго охраняются. Обычно такие леса характеризуются высоким видовым разнообразием, особенно медленно растущих долгожителей вроде лишайников, но даже в них заметны признаки прошлого хозяйственного использования.

Чаще всего применялась одна из двух схем эксплуатации — лесной выпас (рис. 10.37) или низкоствольное порослевое хозяйство. **Лесной выпас** был распространен в лесах на сравнительно бедных почвах и сопровождался рубками. Присутствие скота затрудняло возобновление древостоя, но эта проблема преодолевалась путем **обрезки кроны**, т. е. обрезки главных стволов выше линии стравливания животными (около 2 м), что стимулировало развитие боковых ветвей, которые периодически срубались для разных целей. За прошедшие столетия самые съедобные виды подлеска, например лещина, исчезли, а на смену им пришли виды, устойчивые к объеданию, в частности падуб и боярышник. Будущее таких лесов зависит от их возобновления, возможного при снижении пастбищной нагрузки.

На сравнительно богатых почвах преобладало **низкоствольное порослевое хозяйство**. Виды нижнего яруса, обычно лещина и ясень, срубались на уровне почвы один раз в 15–20 лет в за-



Рис. 10.37. Лесной выпас в Нью-Форесте (Британия).

висимости от скорости отрастания и требуемой продукции. Крупномерные стволы использовались для строительства, изготовления мебели и оград; тонкие ветви — как овечий корм, материал для кровель, плетней, каркаса под штукатурку, корзин. Все, что не шло в дело, служило топливом, так что отходов почти не оставалось. Отдельным «маячным» деревьям давали расти почти до полной спелости. Их рубили реже и распиливали на брусья и доски. Такая система приводила к периодическому изобилию в приземном ярусе травянистых растений: здесь до сих пор много их видов, в том числе редких и интересных с исторической точки зрения.

Хотя девственных лесов в Британии не осталось, сохранение старинных традиционно использовавшихся насаждений помогает сберечь богатую биоту ее практически исчезнувших коренных сообществ.

Живые изгороди

Многие считают живые изгороди важным фактором охраны природы. Они использовались еще во времена англосаксов для разграничения земельных наделов и ограждения пастбищ. На протяжении столетий их видовое разнообразие возросло. В среднем за век на каждый 27 м длины живой изгороди добавлялся один новый вид кустарников. В результате старинные насаждения такого типа являются центрами биологического разнообразия, а в некоторых случаях и единственными сообществами, сохранившими растения, типичные для коренных лесов данной местности.

С 1950 по 1980 гг. многие тысячи километров живых изгородей в равнинной части Британии были уничтожены для расширения пашни, на которую пришла новая крупная сельскохозяйственная техника. Фермеры считали, что одновременно избавляются от резервуара сорняков, вредителей и фитопатогенов. Однако живые изгороди, несомненно, служат местообитаниями для многих животных, питающихся вредителями. Кроме того, снижая скорость ветра, они защищают от него скот и препятствуют эрозии почвы. Они населены множеством певчих и охотничье-промысловых птиц, а также другими лесными видами, не говоря уже о насекомых-опылителях. Они могут служить «экологическими коридорами», связывающими популяции в изолированных массивах широколиственного леса среди аграрного ландшафта. Это важно, в частности, для мелких млекопитающих вроде сонь, которым трудно мигрировать по открытому пространству. Такие коридоры полезны и растениям с ограниченными возможностями расселения на большие расстояния.

В некоторых районах Британии фермерам сейчас предоставляются средства для восстановления живых изгородей. Однако новые посадки, хотя и обеспечивают защиту от ветра, намного уступают по видовому разнообразию старинным сообществам, уничтоженным в шестидесятые годы XX в.

10.9.6. Реутилизация отходов

Современный человек дает огромное количество отходов. Многие из них содеражат ценные вещества, которые можно извлечь и использовать повторно, снизив тем самым потребность в добыче дополнительных ресурсов. Очевидный пример — использование металлолома вместо железной руды. Энергозатраты и загрязнение, связанные с реутилизацией, зачастую гораздо меньше, чем

при добыче и переработке первичного сырья. Например, в Европе использование стального лома позволяет экономить до 50% энергии, а алюминиевого — до 95%! Многие производства сейчас сокращают применение упаковочных материалов, чтобы не только снизить затраты на их изготовление, но и уменьшить объем отходов, а, значит, и загрязнение среды.

Очень важный положительный момент реутилизации связан именно с уменьшением загрязнения среды. В Британии основная часть бытового и муниципального мусора вывозится на свалки, которые быстро переполняются, особенно на густонаселенном юго-востоке страны. В 1996 г. правительство Великобритании, отреагировав на Программу-21, обложило их новым налогом, который призван стимулировать производителей и потребителей снижать объем отходов и реутилизировать их в качестве вторсырья и топлива.

При доле реутилизации муниципально-бытового мусора от 1 до 8% ставилась задача довести этот показатель к 2000 г. до 25%.

Однако с реутилизацией связаны следующие трудности:

1) необходима тщательная сортировка и очистка отходов. Например, один осколок жаростойкой стеклянной посуды «Пайрекс» в партии стеклянного боя может сделать вторичный продукт непригодным для использования;
2) цены на утиль сильно скачут. Например, в 1996 г. за мукулатуру платили втрое меньше, чем в 1995 г.;
3) необходимо сделать процесс сдачи вторсырья более доступным для населения. В большинстве случаев действует система «самообслуживания», когда потребитель несет сдавать утиль на определенный пункт приема, что ограничивает круг участников процесса. В последнее время для его расширения проводится эксперимент с разъездными сборщиками по типу мусоровозов.

Значительная часть муниципального мусора может быть подвергнута биоразложению. В ходе этого процесса выделяется горючий газ метан, обладающий, кроме того, выраженными «парниковыми» свойствами. С помощью надежной системы улавливания можно собирать его и использовать как топливо для производства электроэнергии. На свалке в Макинге (Эссекс), обслуживающей несколько лондонских районов, действует электростанция мощностью 3,5 МВт, что достаточно для работы завода или обеспечения энергией 30 000 человек. Одновременно такая утилизация метана снижает риск его возгорания при бесконтрольном выделении, а образующийся при горении углекислый газ дает гораздо меньший «парниковый эффект».

В будущем сжигание отходов с получением энергии станет, вероятно, основным направлением избавления от них. Оно снизит потребность как в ископаемом горючем, так и в площадях под свалки.

Для очистки канализационных стоков используют микроорганизмы, распространенные в почве и пресных водах. Если эти жидкие отходы сбрасывались без обработки, то неизбежное разложение большого количества содержащейся в них органики приведет к быстрой и очень сильной дезоксигенации водоемов, куда они поступают. Очистка включает естественные процессы микробного питания и дает в качестве побочных продуктов богатый азотом ил и метан. Если ил не загрязнен тяжелыми металлами (например, свинцом из этилированного бензина), то после высушивания его можно использовать как удобрение. Ил широко применяют в рекультивации для улучшения структуры «почвы» и обогащения ее питательными веществами (разд. 10.5.2). Метан (биогаз) можно сжигать, получая электроэнергию и тепло для работы самих очистных станций, а иногда и других предприятий или небольших поселков.

Новые источники энергии

В Британии в качестве источника энергии используется в основном ископаемое топливо, т. е. невозобновляемый ресурс. Примерно 10% электричества дают АЭС, которые не только зависят от невозобновляемых запасов урана, но и создают риск радиоактивного загрязнения, а также проблемы захоронения опасных отходов и ликвидации самих отслуживших свой срок ядерных реакторов. Озабоченность неизбежным истощением этих топливных ресурсов и связанным с их использованием загрязнением среды заставляет искать альтернативные источники энергии.

В мировых масштабах, помимо ископаемого топлива, основным доступным и к тому же по-

полняемым резервуаром энергии является биомасса (древесина, древесный уголь, отходы обработки урожая, навоз и другие органические остатки). Этот источник обеспечивает 14% мировых энергетических потребностей, а в развивающихся странах выходит на первое место (35%). Биотехнология помогает получать готовое к употреблению альтернативное топливо из образующейся естественным путем органики. Например, Бразилия ведет широкомасштабную переработку извлекаемого из тростника сахара в этанол, которым разбавляют бензин, получая так называемый газохол, или бензоспирт), что снижает расходы бензина. В Северной Америке с этой же целью сбраживают зерновые, например кукурузу, пшеницу и ячмень, а в Европе можно было бы использовать для производства бензоспирта разводимую на месте сахарную свеклу. Этанол — экологически более чистое горючее, чем нефтепродукты, поскольку он не содержит серы и не требует свинцовых добавок.

Известно и много других возобновляемых источником энергии: солнечное излучение, ветер, реки, приливы, волны, подземное тепло. Этот потенциал почти безграничен, если найти рентабельные пути его использования.

Шире всего применяется гидроэнергетика. Во всем мире мощность ГЭС составляет 500 000 МВт: они дают около 23% всего электричества. Большая часть неиспользованных гидроэнергоресурсов сосредоточена в развивающихся странах. Крупные плотины, например Итаипу в Бразилии, дают дешевое электричество, но системы его распределения зачастую несовершенны, что ограничивает рентабельность таких проектов. Кроме того, с ними обычно связаны серьезные экологические и социальные проблемы, а именно:

1) переселение из зоны затопления людей, становящихся «экологическими беженцами»;
2) затопление ценных сельскохозяйственных угодий и лесов;
3) повышение опасности возникновения болезней, возбудители или переносчики которых размножаются в стоячих водах (водохранилищах), например шистосомоза;
4) нарушение режима речного стока;
5) усиление эрозии почвы.

Заиление и подкисление часто ограничивают срок рентабельного использования крупных гидроэнергетических комплексов, иногда всего до 30 лет.

Тем не менее использование большей части возобновляемых энергоресурсов меньше вредит окружающей среде, чем установки на ископаемом топливе, включая АЭС. Серьезной проблемой, однако, остается невозможность перевода на альтернативную основу широкомасштабного централизованного энергоснабжения. Сами возобновляемые ресурсы, например морские волны, ветер и солнечное излучение, слишком неравномерно распределены по планете и даже в оптимальных условиях обладают невысокой мощностью на единицу площади соответствующих электростанций. Зачастую их производительность сильно флуктуирует из-за переменной облачности, скорости ветра и т. д., поэтому требует резервного энергоснабжения традиционным способом.

Однако возобновляемые ресурсы можно включить в уже существующие схемы электрификации, повысив их мощность. Например, ветровые установки, еще слабо распространенные в Британии, широко применяются в ряде других стран. В Калифорнии солнечные нагреватели помещений и воды стали обычным элементом современных архитектурных проектов. На олимпиаде 2000 г. в Сиднее (Австралия) предлагалось 10 МВт энергии получать непосредственно от Солнца. Приливная электростанция с успехом работает в эстуарии реки Ранс на севере Франции. Вместе с тем, хотя предложено несколько схем выработки электроэнергии прибойными волнами, коммерчески рентабельного варианта их использования пока не найдено.

Возобновляемые энергоресурсы идеально подходят для снабжения мелких изолированных потребителей, например на островах, в высокогорьях или в пустыне. Они особенно перспективны в развивающихся странах, где большое количество солнечной энергии можно эффективно использовать в местной промышленности, школах, клиниках, на насосных станциях и т. п.

10.9.7. Организации по охране окружающей среды в Британии

Охраной окружающей среды занимается множество промышленных компаний, групп и агентов, работающих на местном, национальном и международном уровнях. Все они различными путями способствуют развитию в обществе экологического мышления и внедрению способов устойчивой эксплуатации природных ресурсов.

Неправительственные организации

В Британии число членов таких организаций, занимающихся охраной среды, как Национальный трест (National Trust, NT), Королевское общество защиты птиц (Royal Society for Protection of Birds, RSPB) и различные Тресты любителей диких животных (Wildlife Trust), с 1980 г. удвоилось. В каждом графстве и крупном городе есть свой Трест любителей диких животных, владеющий и управляющий маленькими заповедниками. Эти тресты, работающие в основном на общественных началах, обеспечивают охрану важных для данного района ландшафтов и привлекают своих членов к учету фауны и сбору средств. В распоряжении 48 Трестов любителей диких животных при графствах находится в общей сложности более 2000 заповедников. Эти организации связаны с возникшими позднее 50 аналогичными городскими группами и образуют вместе с ними Товарищество трестов любителей диких животных под эгидой Королевского общества охраны природы (Royal Society for Nature Conservation, RSNC). Их молодежный клуб «WATCH» организовал множество общенациональных просветительских проектов, обычно спонсируемых промышленными компаниями. Из недавних примеров можно назвать мониторинг озонового слоя, финансированный фирмой «Volvo», и трехгодичную программу наблюдения за реками, поддержанную Национальной энергосистемой. RSPB владеет 126 в среднем довольно крупными заповедниками. Хотя и предназначенные прежде всего для охраны птиц, они обеспечивают защиту самой разнообразной дикой фауны. Коллективным членом RSPB является Молодежный орнитологический клуб.

Другие организации, например NT, занимаются охраной не только дикой фауны и ландшафтов, но и исторических памятников. Тем не менее в собственности NT находятся 340 **Мест особого научного интереса** (Sites of Special Scientific Interest, SSSI) в сельской местности и на побережье. Группы типа Треста водоплавающих птиц (утки, гуси, лебеди), Треста редких пород (домашних животных) и Лесного треста по своих задачам более специализированы. Такие организации, как Друзья Земли (Friends of the Earth, FoE) и Советы по охране сельской среды Англии, Шотландии и Уэльса (Councils for the Protection of Rural England, Scotland and Wales, соответственно CPRE, CPRS, CRRW) занимаются политическим лоббированием и непосредственным вмешательством в более широких масштабах. Гринпис — влиятельное международное агентство, известное своими спорными, иногда агрессивными, но часто весьма эффективными акциями по защите флоры и фауны — представляет собой международную общественную организацию со штаб-квартирой в Англии, специализирующуюся на сохранении редких видов. Гораздо более известен также базирующийся в Британии Всемирный фонд охраны дикой природы (Worldwide Fund for Nature, WWF). Он собирает крупные денежные суммы на охрану видов и местообитаний, причем особенно активен в своих международных проектах. Кроме того, он спонсирует широкий спектр программ по экологическому просвещению.

Государственные организации

Хотя в Британии и развито общественное движение, помимо него существует много государственных (правительственных или финансируемых правительством) организаций, занимающихся качеством окружающей среды и охраной природы. Основные агентства такого типа— Охрана природы и Комиссия по национальным паркам — созданы сразу после Второй мировой войны. Первое, преобразованное в 1973 г. в Совет по охране природы (Nature Conservancy Council, NCC), отвечало за создание Национальных природных заповедников (National Nature Reserves, NNR) с целью сохранения лучших в Британии образцов дикой фауны и естественных местообитаний. К 1990 г. на самом большом острове страны их было организовано более двухсот. Эта же организация выделяла SSSI, к которым на сегодняшний день отнесено примерно 6000 охраняемых участков по всей территории Британии.

Комиссия по национальным паркам занималась организацией в Британии национальных парков. Успех ее деятельности был ограничен, поскольку правом владения землей она не наделялась. Ее задача заключалась в стимулировании местных властей и советов графств к соответствующим действиям и в консультационной помощи им. В пятидесятых годах XX в. в Англии и Уэльсе было создано десять национальных парков — главным образом в горах и на побережье. Норфолкские и Суффолкские озера получили этот статус только в 1988 г.

В 1968 г. Комиссию по национальным паркам заменила Комиссия по вопросам использования и охраны природы (Countryside Commission, CC), которая стала заниматься более общими проблемами сельской местности. В частности, она обязана выделять области выдающейся природной красоты (Areas of Outstanding National Beauty, AONB) и участки побережья, являющиеся национальным достоянием, разрабатывая пешеходные маршруты для их осмотра. Она же консультирует местные и региональные планирующие организации по проблемам, связанным с сельской местностью, обращая особое внимание на пригородную зону. Она стимулирует создание в рекреационных и познавательных целях парков, подчиненных графствам, с целью снижения нагрузки на более чувствительные и научно значимые места, находящиеся ранее в ведении NCC (см. ниже).

В 1987 г. правительство стало выделять фонды **Экологически чувствительным областям** (Environmentally Sensitive Areas, ESA), поощряя фермеров сохранять традиционные формы сельского хозяйства там, где окружающей среде могли бы повредить более современные агротехнические методы. В эту программу включена, в частности, местность Южный Даунс, которой в пятидесятых годах было отказано в статусе национального парка. С 1990 г. для борьбы с перепроизводством продовольствия в Европе у фермеров стали требовать изъятия части земли из сельскохозяйственного использования. При рациональном осуществлении эта программа открывает новые возможности повышения ландшафтного разнообразия сельской местности и сохранения дикой фауны.

К другим важным государственным организациям относятся Лесная комиссия (Forestry Commission), созданная в 1919 г., и Национальное речное управление (National Rivers Authority, NRA), учрежденное в 1989 г., а в апреле 1996 г. слитое с Инспекцией по загрязнению (Pollution Inspectorate) в новое Агентство по охране окружающей среды (Environment Agency). Лесная комиссия отвечает за производство древесины. Она обязана соблюдать в своих хозяйствах интересы охраны природы и сотрудничать с занимающимися этим государственными и общественными организациями. Хотя в прошлом Лесную комиссию сильно критиковали за широкомасштабные линейные посадки экзотических видов хвойных, сейчас комиссия гораздо полнее учитывает ландшафтные, фаунистические и рекреационные аспекты насаждений. На вырубках высаживаются местные широколиственные деревья, которые важны для воссоздания типичных лесных местообитаний Британии. Национальное речное управление (ныне Агентство по охране окружающей среды) отвечает в Англии и Уэльсе за качество вод и их охрану, контролируя, в частности, их отведение из рек, противопаводковые мероприятия и т. п.

В 1990 г. британское правительство утвердило новое законодательство по охране окружающей среды. Оно подвело юридическую базу под борьбу с загрязнением, экологическую оценку, охрану дикой фауны и сельских ландшафтов. Произошла серьезная реорганизация британских природоохранных агентств с разделением их на самостоятельные ведомства для Англии, Шотландии и Уэльса. В Англии организация Английская природа заменила NCC, но сохранила независимость от CC. В Шотландии и Уэльсе национальные отделения NCC слились с Уэльской и Шотландской CC, образовав единые агентства по охране дикой фауны и сельской среды, названные соответственно Совет по сельской местности Уэльса и Шотландское национальное наследие. Была сформирована новая связывающая их организация — Объединенный комитет охраны природы (Joint Nature Conservation Committee, JNCC), куда вошли представители всех этих национальных групп. Этот комитет занимается вопросами, связанными с крупнейшими эстуариями, например Бристольским заливом и Солуэй-Фертом, контроль за которыми требует сотрудничества между национальными структурами.

На охрану природы в Британии все большее влияние оказывают экологические инициативы ЕЭС. Важным нововведением стала Европейская директива по местообитаниям. Ее цель — стимулировать сохранение биологического разнообразия. Каждая страна, входящая в ЕЭС, обязана выявить места, представляющие общеевропейский интерес. Затем окончательный список ключевых для Европы природоохранных территорий будет согласован и утвержден руководством ЕЭС. Эти так называемые Особые охраняемые области (Special Areas for Conservation, SAC) будут находиться под строгой защитой европейского законодательства. Окончательное внедрение такой схемы, известной как **Природа-2000**, назначено на 2004 год.